ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 93

11

НОЯБРЬ

280 лет
АКАДЕМИЧЕСКОЕ КНИГОИЗДАТЕЛЬСТВО РОССИИ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2008

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей,
Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, А. А. Паутов, М. Г. Пименов,
И. Н. Сафронова, И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej,
Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, A. A. Pautov, M. G. Pimenov,
I. N. Safronova, I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **А. Е. Васильев**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *О. М. Бобылева* и *М. Н. Сенина*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 93, № 10: 25.10.2008.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 24.10.2008. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.7. Уч.-изд. л. 15.6. Тираж 380 экз. Тип. зак. № 641. С 226

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2008 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2008 г.

СООБЩЕНИЯ

УДК 574.583.(285.2) : 581

© Л. Г. Корнева

АЛЬГОФЛОРА ПЛАНКТОНА ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА

L. G. KORNEVA. PLANKTONIC FLORA OF THE VOLGA RIVER BASIN RESERVOIRS

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
152742 пос. Борок, Ярославская область, Некоузский район
Факс (48547) 24-042,
E-mail: korneva@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила 04.05.2007
Окончательный вариант получен 18.01.2008

На основании анализа литературных данных и оригинальных исследований, проведенных в 1953—2004 гг. на водохранилищах р. Волги и сопредельном им Шекснинском водохранилище, проанализирована флора планктонных водорослей, ее эколого-географическая характеристика и таксономическая ранговая структура. Дана оценка сходства флор водохранилищ волжского бассейна. Выявлены факторы, влияющие на их богатство. Показана роль зональности в формировании флор водорослей. Проведено сравнение богатства флоры водохранилищ с таковым других крупных зарегулированных рек.

Ключевые слова: планктонные водоросли, альгофлора, водохранилища, волжский бассейн.

Крупнейшая река Европы Волга (длина 3530 км, площадь водосбора 1360 × × 10^3 км^2) вытянута в меридиональном направлении и представляет в настоящее время цепочку водохранилищ, расположенных в 3 зонах: лесной (преимущественно в подзоне южной тайги и смешанных лесов), степной и полупустыни (рис. 1). Сопредельное с волжскими Шекснинское водохранилище расположено в зоне средней тайги. Водохранилища Волги и примыкающее к ним Шекснинское водохранилище создавались на протяжении ста с лишним лет с 1843 по 1981 г. Они различаются по площади акватории (249—6460 км^2), степени водообмена (0.8—20.9 раз в год), глубине (средняя глубина 3.4—10 м), морфометрии, генезису образующих котловин и характеру регулирования стока. Наибольшая боковая приточность характерна для водохранилищ Средней Волги — Чебоксарского и Куйбышевского (Вуглинский, 1991; Эдельштейн, 1998). Прозрачность воды и общая сумма ионов (минерализация) в водохранилищах увеличиваются от Верхней к Нижней Волге, наоборот, цветность воды и количество взвешенного вещества снижаются в этом же направлении, что определяется географической зональностью (Корнева, 2005). По средним концентрациям хлорофилла в настоящее время Иваньковское, Горьковское, Чебоксарское водохранилища классифицируются как эвтрофные, Рыбинское — умеренное эвтрофное, Куйбышевское — мезотрофно-эвтрофное, а Шекснинское, Угличское, Саратовское и Волгоградское — мезотрофные (Минеева, 2003).

Альгофлора планктона Волги до зарегулирования ее стока изучалась главным образом в среднем и нижнем течении реки. В начале 1900-х годов В. П. Зыковым около г. Саратова в фитопланктоне было обнаружено 90 видов водорослей (цит. по:

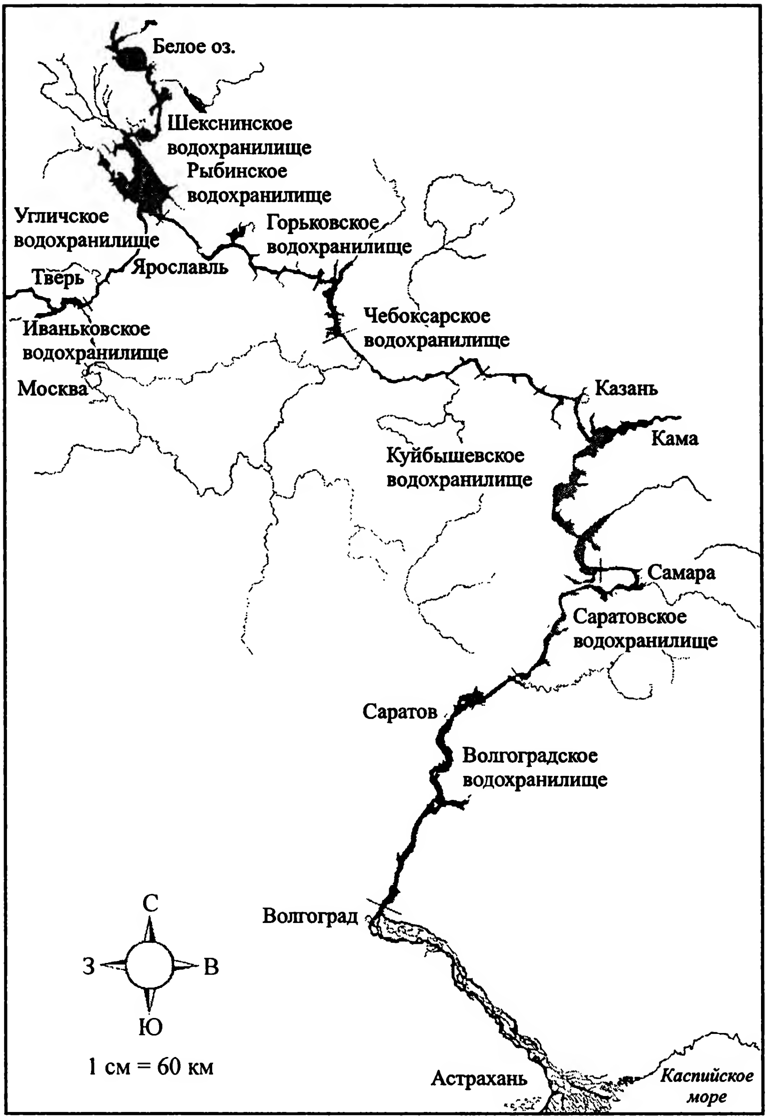

Белое оз.
Шекснинское водохранилище
Рыбинское водохранилище
Угличское водохранилище
Горьковское водохранилище
Ярославль
Тверь
Иваньковское водохранилище
Чебоксарское водохранилище
Москва
Казань
Кама
Куйбышевское водохранилище
Самара
Саратовское водохранилище
Саратов
Волгоградское водохранилище
Волгоград
С
З
В
Ю
1 см = 60 км
Астрахань
Каспийское море

Рис. 1. Схема расположения водохранилищ волжского бассейна.

Приймаченко, 1959). Список видов значительно пополнился после детальных исследований Е. Н. Болохонцева (1902, 1903) и насчитывал 200 видов водорослей. В дельте р. Волги в 1909 г. было выявлено 264 таксона рангом ниже рода (Эльдарова-Сергеева, 1913). В 1913—1915 гг. в Верхней Волге их число составляло 153 (Строганов, Захаров, 1927), в 1931 г. у г. Горького — 259 (Есырева, 1935). Первые данные о флоре планктона всей Волги получены после создания Иваньковского водохранилища в 1937—1940 гг. И. А. Киселевым (1948), который обнаружил 302 вида, разновидности и формы водорослей. В сентябре 1955 г., до образования водохранилищ Средней и Нижней Волги, А. Д. Приймаченко (1959) на участке Волги от Ярославля до Волгограда (Сталинграда) зарегистрированы 271 вид и разновидность. В составе фитопланктона р. Шексны до образования Рыбинского водохранилища насчитывалось 158 видов, разновидностей и форм водорослей (Кузьмин, 1976).

Цель настоящей работы — проанализировать флористический и эколого-географический состав планктонных водорослей водохранилищ волжского бассейна, оценить степень сходства и влияния абиотических и зональных факторов на формирование их альгофлор.

Материалы и методика

Для анализа флор проведена инвентаризация таксономического состава фитопланктона 9 водохранилищ волжского бассейна: Иваньковского, Угличского, Рыбинского, Шекснинского, Горьковского, Чебоксарского, Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского по данным за 1953—2004 гг. Полученный список водорослей водохранилищ включил переработанные согласно последним таксономическим и флористическим сводкам сведения различных авторов (Кузьмин, 1976; Корнева, 1989; Корнева, Генкал, 2000; Фитопланктон.., 2003) и данные собственных исследований, проведенных в 1976—2004 гг. по всему каскаду водохранилищ.

Отделы водорослей в аннотированном списке расположены согласно классификации, принятой в справочнике «Водоросли» (Вассер и др., 1989). Названия порядков диатомовых водорослей и их расположение приведено по классификации, предложенной в издании «Диатомовые водоросли СССР» (1988), а названия видов и внутривидовых таксонов по: K. Krammer, H. Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991а, б), порядков золотистых водорослей — в соответствии с системой H. S. Preising (1995), названия родов и порядков динофитовых водорослей — согласно классификации J. Popovaský и L. A. Pfiester (1990), названия родов и видов зеленых из порядка Chlorococcales — по J. Komarek, B. Fott (1983), из порядков Polyblepharidales, Tetraselmidales, Dunaliellales, Chlamydomonadales и Volvocales — по: H. Ettl (1983). Последние систематические ревизии из флористических сводок по синезеленым водорослям, опубликованные J. Komárek и K. Anagnostidis (1999, 2005), не учитывались автором, поскольку новые таксономические перестановки коснулись пока лишь двух порядков: *Chroococcales* и *Oscillatoriales*. Кроме того, в ряде случаев, например широко распространенный вид *Microcystis pulverea*, рассматривался J. Komárek и K. Anagnostidis как сборный, что создает определенные трудности в соотнесении между собой таксонов, обнаруженных в разные годы различными исследователями.

Данные по экологии и распространению видов и внутривидовых таксонов взяты из флористических сводок и многочисленных отдельных публикаций. Выделение географических групп водорослей осуществлено согласно широтной зональности, принятой в биогеографии. Кроме того, учитывались предпочтительность таксонов к какому-либо местообитанию (планктон, бентос, обрастания, литораль), отношение к геохимическим факторам: галобности и pH, а также сапробности воды. За основу выделения видов по классам галобности использовали шкалу R. Kolbe (1927) с дополнениями А. И. Прошкиной-Лавренко (1953). Классификацию по pH показателю приняли согласно системе F. Hustedt (1939) в упрощенной модификации N. Foged (1960) вслед за Н. Н. Давыдовой (1985). Отнесение видов к отдельным зонам сапробности проводилось по спискам индикаторных организмов, предложенных V. Sládeček (1973) с дополнениями R. Wegl (1983).

Отбор проб фитопланктона в период собственных исследований выполняли метровым батометром системы Элгморка объемом 4 л последовательно с каждого метрового горизонта от поверхности до дна. Пробы воды концентрировали путем прямой фильтрации при слабом давлении поочередно через мембранные фильтры с диаметром пор 3—5 мкм, а затем — 1.2—1.5 мкм. Фиксацию живого фитопланктона осуществляли раствором Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты (Методика.., 1975). В ряде случаев анализировали нефиксированные пробы. Идентификацию водорослей проводили под световыми микроскопами МБР-3, МББ-1А и МБИ-11. Таксономический состав диатомовых определяли главным образом под световым микроскопом МББ-1А в постоянных препаратах, приготовленных с применением анилино-формальдегидной смолы, с использованием масляной иммерсии. Таксономическую принадлежность некоторых диатомовых водорослей уточняли в ТЭМ и СЭМ. Подготовку диатомовых водорослей для световой и электронной микроскопии осуществляли методом холодного сжигания (Методика.., 1975).

Для оценки сходства альгофлор использовали коэффициент Сёренсена (Песенко, 1982), на основании которого были построены дендрограммы методом В. Л. Андреева (1980) по данным маршрутных экспедиций по волжским водохранилищам в 1989—1991 гг. и методом одиночной связи в Программе Statistica по данным 1953—2004 гг. В ней же проводились и другие статистические расчеты.

Результаты и их обсуждение

В составе полной флоры водохранилищ за период 1953—2004 гг. выявлено 2475 видов, разновидностей и форм водорослей, которые по отделам распределились следующим образом: *Cyanophyta* — 280, *Chrysophyta* — 198, *Bacillariophyta* — 698, *Xanthophyta* — 86, *Cryptophyta* — 37, *Dinophyta* — 49, *Raphidophyta* — 2, *Euglenophyta* — 250, *Chlorophyta* — 875 (табл. 1). Флористически наиболее богато представлены отделы зеленых (35 % от общего списка) и диатомовых (28 %) водорослей. Такое соотношение свойственно конкретным флорам планктона практически каждого водоема, за исключением Угличского водохранилища, где зеленые водоросли составляли 51 % от общего состава флоры. Относительное число зеленых постепенно снижалось в направлении от Верхней (42 %), Средней (39 %) к Нижней Волге (35 %), а число диатомовых наоборот увеличивалось: 26, 29 и 33 %. Вклад остальных групп водорослей в альгофлору водохранилищ составлял менее или чуть более 10 %. Суммарное относительное богатство жгутиковых форм (золотистых, криптофитовых, динофитовых, рафидофитовых, эвгленовых и зеленых) во всех водохранилищах слабо варьировало: от 22 до 27 %. Наибольшее число таксонов рангом ниже рода обнаружено в фитопланктоне Куйбышевского (1405) и Рыбинского (1172) водохранилищ. Эти водохранилища характеризовались также самым высоким разнообразием сосудистых растений (Папченков, 1998) и свободноживущих простейших (Жуков и др., 1997). По богатству флоры водорослей им не уступали Шекснинское (1123) и Саратовское (1006) водохранилища.

Кластеризация водохранилищ по составу альгофлоры планктона показала (рис. 2, *а*), что наиболее близки в этом отношении Шекснинское и Рыбинское (69 %). К ним последовательно присоединились Иваньковское, Чебоксарское и Горьковское водохранилища. Другую группу формировали Куйбышевское, Саратовское и Волгоградское водохранилища. Наибольшим флористическим своеобразием характеризовался планктон Угличского водохранилища, насчитывающий самое низкое число внутриродовых таксонов. В общих чертах кластеризация водохранилищ по флоре планктонных водорослей повторяла последовательность

ТАБЛИЦА 1

Число видов и внутривидовых таксонов водорослей, выявленных в планктоне водохранилищ

Отделы водорослей	Водохранилища									
	Шекснинское	Иваньковское	Угличское	Рыбинское	Горьковское	Чебоксарское	Куйбышевское	Саратовское	Волгоградское	Всего
	Верхняя Волга				Средняя Волга			Нижняя Волга		
	Годы наблюдений									
	1955—1995	1967—2003	1977—2003	1953—2004	1956—2001	1981—1991	1957—1992	1968—1991	1968—1995	1953—2004
Cyanophyta	102/141	59/73	37/39	110/151	83/97	73/79	129/151	118/138	69/80	215/280
Chrysophyta	87/98	37/38	16/16	97/110	46/50	44/48	79/48	54/56	38/38	179/198
Bacillariophyta	243/321	176/217	83/101	247/319	193/240	192/239	322/442	243/318	183/248	499/698
Xanthophyta	32/32	12/12	5/5	23/23	15/15	20/21	51/51	30/30	19/19	85/86
Cryptophyta	11/13	17/18	9/11	11/11	17/18	8/9	21/24	19/21	7/8	32/37
Dinophyta	14/14	14/14	16/16	16/16	22/23	8/8	23/27	18/20	17/17	45/49
Raphidophyta	0/0	1/1	0/0	0/0	0/1	0/1	0/0	0/0	0/0	1/2
Euglenophyta	69/118	52/70	27/40	59/83	31/37	67/99	94/138	50/72	55/64	159/250
Clorophyta	346/386	308/337	213/236	409/459	338/365	296/331	442/488	321/351	239/251	757/875
Всего	904/1123	676/780	406/464	972/1172	745/846	708/835	1161/1405	853/1006	627/725	1972/2475

Примечание. Справа от косой черты — число видов, разновидностей и форм, слева — число видов.

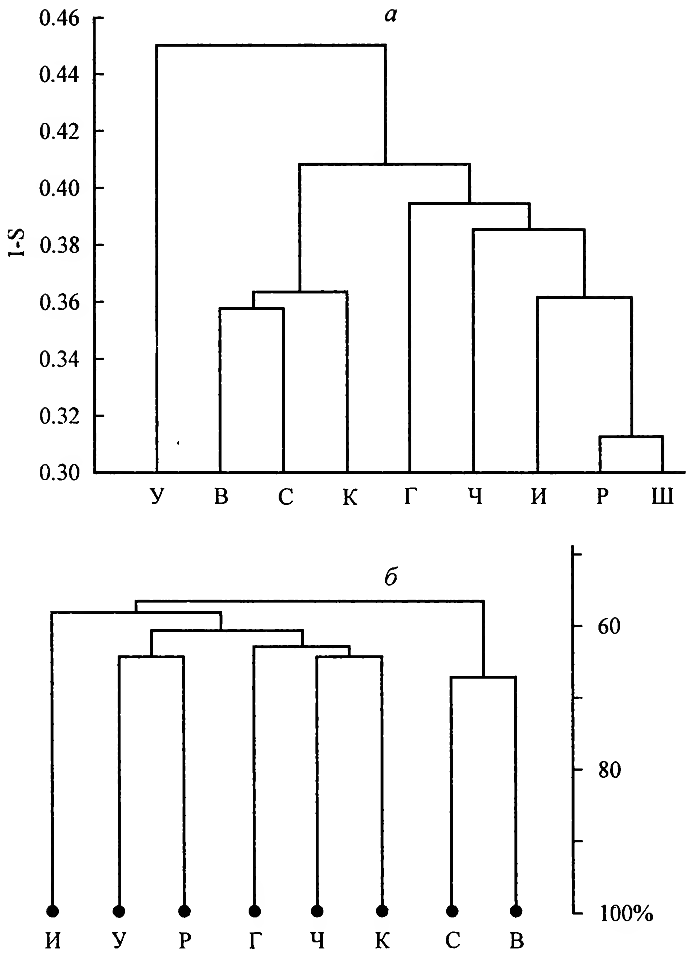


Рис. 2. Дендрограммы флористического сходства водохранилищ.

а — по данным 1953—2004 гг., *б* — по данным 1989—1991 гг. По оси абсцисс здесь и на рис. 3—5 водохранилища: И — Иваньковское, У — Угличское, Р — Рыбинское, Ш — Шекснинское, Г — Горьковское, Ч — Чебоксарское, К — Куйбышевское, С — Саратовское, В — Волгоградское. По оси ординат — коэффициент Сёренсена (S).

их расположения в меридиональном направлении в пределах 3 участков Волги: Верхней, Средней и Нижней, которые выделены на основании изменения площади водосбора и расхода воды (Волга.., 1978). Поскольку представленный анализ сходства водохранилищ проводился по накопительным спискам водорослей, для получения более адекватной картины использовали данные, полученные одновременно в маршрутных экспедициях, проведенных по русловым и открытым участкам волжских водохранилищ в 1989—1991 гг. (рис. 2, *б*). Результаты показали, что флористическое сходство планктона водохранилищ увеличивалось, т. е. бета-разнообразие, согласно Р. Уиттекеру (1980), снижалось в направлении от Верхней к Нижней Волге и конвергенция водоемов увеличивалась. Последовательность водоемов на дендрограмме полностью повторяла их топографическое расположение, что свидетельствовало о континуальности в распределении флоры планктона вдоль продольного профиля водохранилищ (Korneva, Solovyova, 1998).

Анализ связи между числом обнаруженных видов, разновидностей и форм водорослей в водохранилищах и некоторыми абиотическими и биолимническими

ТАБЛИЦА 2

Статистические параметры линейной регрессии между общим числом таксонов рангом ниже рода (1953—2004 гг.) и различными биолимническими характеристиками водохранилищ

Характеристики	Статистические характеристики		
	R	*F*	*P*
Морфометрический коэффициент (*K*)	0.93*	46.40	0.0003
Площадь мелководий до глубины 2 м, км^2	0.86*	16.56	0.0007
Площадь акватории, км^2	0.79*	11.59	0.01
Осадки, км^3	0.72*	6.47	0.04
Объем воды, км^3	0.66	5.51	0.05
Боковая приточность, км^3	0.31	0.77	0.41
Боковая приточность, %	0.18	0.24	0.64
Коэффициент водообмена, год$^{-1}$	−0.36	1.07	0.34
Прозрачность, м	0.025	0.46	0.52
Цветность, град	0.024	0.004	0.10
Взвешенное вещество, мг/л	0.1	0.074	0.79
Сумма ионов, мг/л	0.2	0.21	0.66
Хлорофилл, мкг/л	−0.07	0.03	0.85
Продукция, г O_2/(м^2 сут)	−0.05	0.018	0.89
Фотосинтез, мг O_2/(л сут)	−0.18	0.24	0.64

Примечание. $K = 2\pi \times \sqrt{\text{площадь акватории}}/\text{средняя глубина}$, *R* — коэффициент корреляции, *F* — критерий Фишера, *P* — уровень значимости, данные по биопродукционным показателям по: Минеева, 2003, * — значимые величины.

параметрами (табл. 2), потенциально влияющими на эту величину, показал, что количество таксонов наиболее тесно и достоверно коррелирует с морфометрическими показателями водоемов (морфометрический коэффициент, площадь акватории, площадь мелководий) и количеством атмосферных осадков. Площади водохранилищ положительно связаны ($R = 0.98$, $F = 125.4$ при $P < 0.0003$) с величиной площадей прибрежных мелководий. Этот биотоп как пограничная зона между сушей и водой, в первую очередь реагирующая на изменения, происходящие на водосборе, является своеобразным структурным биопотенциалом водоемов. Особенно это проявляется на защищенных и полузащищенных мелководьях, где таксономическое разнообразие водорослей значительно возрастает по сравнению с открытой частью водохранилищ (Соловьева, Корнева, 2006). Между богатством альгофлор и биопродукционными характеристиками достоверных статистических связей не выявлено даже с учетом сведений, полученных одновременно по всему каскаду волжских водохранилищ летом 1989 и 1991 гг. (табл. 3).

Наибольшим флористическим богатством планктона обладали самые крупные водохранилища с наибольшими площадями мелководий и сложной морфометрией — Куйбышевское и Рыбинское, принимающие воды наиболее крупных притоков р. Волги: Мологи, Камы и Шексны и наибольшее количество атмосферных осадков. Сток последних зарегулирован, в них поступает наибольшее количество атмосферных осадков. Естественно, что число обнаруживаемых таксонов может зависеть не только от размера и биотопической неоднородности водоемов, но и от полноты и тщательности исследования их флоры. Исходя из табл. 1, можно видеть, что богатство фитопланктона Горьковского и Чебоксарского водохранилищ почти одинаково, несмотря на то, что флора первого изучалась с 1956 г., а второго — всего 10 лет (с 1981 по 1991 г.). Наиболее богато представленная флора планктонных

ТАБЛИЦА 3

Статистические параметры линейной регрессии между общим числом таксонов рангом ниже рода и различными продукционными характеристиками водохранилищ по летним данным 1989/1991 гг.

Показатель	Статистические характеристики		
	R	*F*	*P*
Хлорофилл, мкг/л	0.14/0.51	0.12/2.46	0.74/0.16
Общий фосфор, мкг/л (1991 г.)	0.56	2.67	0.15
Общий азот, мк/л (1991 г.)	−0.70	0.03	0.86

Примечание. Данные по хлорофиллу по: Минеева, 1995, данные по фосфору и азоту И. К. Степановой.

водорослей Куйбышевского водохранилища (исследования 1957—1992 гг.). Изучение второго по числу видов Рыбинского водохранилища проводилось более длительный период, с 1953 по 2004 г. Из этого видно, что степень изученности альгофлор водохранилищ не оказывала на видовое богатство фитопланктона столь существенное влияние, как размер и степень гетеротопности водоемов. Наименьшим богатством флоры планктона отличалось Угличское водохранилище, имеющее самые маленькие площади акватории и мелководий, а также наиболее простую котловину. Русловый тип водохранилища и значительный водообмен не способствовали разнообразию биотопов. За 6 лет наблюдений (1985—1988 и 1994—1995 гг.) в этом водоеме обнаружено 415 таксонов рангом ниже рода (Ляшенко, 2001), а за 10 лет наших наблюдений (1977, 1989— 1991, 1997—2000, 2002—2003 гг.) их число увеличилось незначительно — до 464.

Из общего числа таксонов (2475) рангом ниже рода — 194 (7 % от общего списка) были встречены во всех водохранилищах (табл. 4). Только в одном из 9 водохранилищ отмечено 877 таксонов (35 % от всего состава).

ТАБЛИЦА 4

Список видов и внутривидовых таксонов фитопланктона, встреченных во всех водохранилищах

CYANOPHYTA

Aphanothece W. et G. S. West f. *clathrata*
A. clathrata f. *brevis* (Bachm.) Elenk.
Coelosphaerium kuetzingianum Näg.
Gloeocapsa limnetica (Lemm.) Hollerb.
G. minima (Keissl.) Hollerb.
G. minor (Kütz.) Hollerb.
Gomphosphaeria compacta (Lemm.) Ström
G. lacustris Chod
Merismopedia tenuissima Lemm.
Microcystis aeruginosa (Kütz.) Kütz.
M. holsatica (Lamm.) Lemm.
M. incerta (Lemm.) Lemm.
M. pulverea (Wood) Forti emend. Elenk.
M. viridis (A. Braun) Lemm.
M. wesenbergii (Kom.) Kom.
Anabaena affinis Lemm.
A. flos-aquae (Lyngb.) Bréb.
A. scheremetievi Elenk.
A. spiroides Kleb.
Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfs
A. issatschenkoi (Ussac.) Pr.-Lavr.
Lyngbya limnetica Lemm.
Oscillatoria agardhii Gom.
O. limnetica Lemm.
O. limosa Ag.
O. tenuis Ag.
Phormidium mucicola Hub.-Pest. et Naum.

CHRYSOPHYTA

Chrysococcus biporus Skuja
C. rufescens Klebs
Dinobryon bavaricum Imh.

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Dinobryon divergens Imh.
D. sociale Ehr.
Mallomonas acaroides Perty emend. Ivan.
M. caudata Ivan. emend. Krieg.
M. tonsurata Teil. emend. Krieg.

BACILLARIOPHYTA

Cyclostephanos dubius (Fricke) Round
Cyclotella meneghiniana Kütz.
C. stelligera Cl. et Grun.
Skeletonema subsalsum (A. Cl.) Bethge
Stephanodiscus binderanus (Kütz.) Krieg.
S. hantzschii Grun.
S. invisitatus Hohn et Hellerman
S. minutulus (Kütz.) Cl. et Möller
S. neoastraea (Håk. et Hickel) emend. Casper, Scheffler et Augsten
S. triporus Genkal et Kuzmin
Thalassiosira pseudonana Hasle et Heimdal
Aulacoseira ambigua (Grun.) Sim.
A. granulata (Ehr.) Sim.
A. islandica (O. Müll.) Sim.
A. subarctica (O. Müll.) Haworth
Melosira varians Ag.
Acanthoceras zachariasii (Brun) Sim.
Asterionella formosa Hass.
Diatoma hyemalis (Roth) Hieb.
D. tenuis Ag.
D. vulgaris Bory
Fragilaria capucina Desm. var. *capucina*
F. capucina var. *vaucheriae* (Kütz.) Lang.-Bert.
F. crotonensis Kitt.
F. pinnata Ehr.
Meridion circulare (Grev.) (C. A.) Ag.
Synedra acus Kütz. var. *acus*
S. acus var. *angustissima* Grun.
S. ulna (Nitzsch) Ehr.
Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz.
T. flocculosa (Roth) Kütz.
Achnanthes lanceolata (Bréb.) Grun. subsp. *lanceolata*
A. lanceolata subsp. *rostrata* (Oestr.) Lang.-Bert.
A. minutissima Kütz.
Amphora ovalis (Kütz.) Kütz.
Cocconeis pediculus Ehr.
C. placentula Ehr. var. *placentula*
C. placentula var. *euglypta* (Ehr.) Grun.
Cymatopleura solea (Bréb.) W. Smith
Cymbella silesiaca Bleisch
Gomphonema olivaceum (Horn.) Bréb.
G. truncatum Ehr.
Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Rabenh.
Navicula capitata Ehr. var. *capitata*
N. capitata var. *hungarica* (Grun.) Ross
Navicula capitatoradiata Germ.
N. cryptocephala Kütz.
N. cuspidata (Kütz.) Kütz.
N. menisculus Schum.
N. minima Grun.
N. pupula Kütz.
N. radiosa Kütz.
N. rhynchocephala Kütz.
N. tripunctata (O. F. Müll.) Bory
N. veneta Kütz.
Nitzschia acicularis (Kütz.) W. Sm.
N. paleacea (Grun.) Grun.
Surirella angusta Kütz.
S. minuta Bréb.

XANTHOPHYTA

Centritractus belonophorus Lemm.
Goniochloris fallax Fott

CRYPTOPHYTA

Chroomonas acuta Uterm.
Cryptomonas erosa Ehr.
C. marssonii Skuja
C. ovata Ehr.
C. reflexa (Marss.) Skuja
Rhodomonas lens Pasch.

DINOPHYTA

Peridiniopsis penardii (Lemm.) Bourr.
Peridinium cinctum Ehr.

EUGLENOPHYTA

Euglena oxyuris Schmarda
Phacus caudatus Hübner
P. longicauda (Ehr.) Duj.
P. parvulus Klebs
P. pleuronectes (Ehr.) Duj.
Strombomonas acuminata (Schmarda) Defl.
Trachelomonas hispida (Perty) Stein emend. Defl.
T. intermedia Dang.
T. planctonica Swir.
T. volvocina Ehr.
T. volvocinopsis Swir.

CHLOROPHYTA

Pteromonas aculeata Lemm.
P. angulosa (Carter) Lemm.
P. torta Korsch.
Eudorina elegans Ehr.
Pandorina morum (O. Müll.) Bory
Actinastrum hantzschii Lagerh.
Closteriopsis longissima (Lemm.) Lemm.
Coelastrum microporum Näg.
C. pseudomicroporum Korsch.

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Closteriopsis sphaericum Näg.
Coenochloris fottii (Hind.) Tzar.
C. pyrenoidosa Korsch.
Coenocystis planctonica Korsch.
Crucigenia fenestrata (Schmidle) Schmidle
C. lauterbornii (Schmidle) Schmidle
C. quadrata Morren
C. tetrapedia (Kirch.) W. et G. S. West
Crucigeniella apiculata (Lemm.) Kom.
C. rectangularis (Näg.) Kom.
Dictyosphaerium ehrenbergianum Näg.
D. pulchellum Wood
Didymocystis inermis (Fott) Fott
D. lineata Korsch.
D. planctonica Korsch.
Diplochloris decussata Korsch.
Eutetramorus polycoccus (Korsch.) Bourr.
Golenkinia radiata Chod.
Golenkiniopsis solitaria (Korsch.) Korsch.
Kirchneriella lunaris (Kirch.) Moeb.
K. obesa (W. West) Schmidle
Lagerheimia ciliata (Lagerh.) Chod.
L. genevensis (Chod.) Chod.
Micractinium pusillum Fres.
M. quadrisetum (Lemm.) G. M. Smith
Monoraphidium arcuatum (Korsch.) Hind.
M. contortum (Thur.) Kom.-Legn.
M. griffithii (Berk.) Kom.-Legn.
M. minutum (Näg.) Kom.-Legn.
Oocystis borgei Snow
O. lacustris Chod.
O. submarina Lagerh.
Pediastrum biradiatum Meyen
P. boryanum (Turp.) Menegh.
P. duplex Meyen
Pediastrum simplex Meyen
P. tetras (Ehr.) Ralfs
Scenedesmus acuminatus (Lagerh.) Chod.
S. apiculatus (W. et G. S. West) Chod.
S. armatus Chod.
S. bicaudatus Dedus.
S. brasiliensis Bohl.
S. denticulatus Lagerh.
S. disciformis (Chod.) Fott et Kom.
S. ecornis (Ehr.) Chod.
S. intermedius Chod.
S. magnus Meyen
S. obliguus (Turp.) Kütz.
S. obtusus Meyen
S. opoliensis P. Richter
S. quadricauda (Turp.) Bréb.
S. spinosus Chod.
Schroederia robusta Korsch.
S. setigera (Schröd) Lemm.
Siderocellis ornata (Fott) Fott
Sphaerocystis planctonica (Korsch.) Bourr.
Tetrachlorella alternans (G. M. Smith) Korsch.
Tetraedron caudatum (Corda) Hansg.
T. incus (Teil.) G. M. Smith
T. minimum (A. Braun) Hansg.
T. triangulare Korsch.
Tetrastrum glabrum (Roll) Ahlstr. et Tiff.
T. staurogeniaeforme (Schröd.) Lemm.
Treubaria schmidlei (Schröd.) Fott et Kov.
T. triappendiculata Bern.
Westella botryoides (W. West) De-Wild.
Binuclearia lauterbornii (Schmidle) Pr.-Lavr.
Elakatothrix acuta Pasch.
Koliella longiseta (Visch.) Hind.
Closterium acutum (Lyngb.) Bréb.

По числу отделов и порядков флоры водорослей водохранилища очень близки, что отражается в слабом изменении коэффициента вариации (табл. 5). Величина коэффициента вариации увеличивалась по мере снижения таксономического ранга. Наибольшая вариабельность между водохранилищами отмечена по числу внутривидовых таксонов. Пропорции таксономических рангов в локальных флорах варьировали слабо (табл. 6). Соотношения их максимальных и минимальных значений составляли 1.4—2.0. Наиболее изменчиво число внутривидовых таксонов в видах. Это свидетельствует о значительном сходстве спектров флор водохранилищ и отсутствии влияния на них зональности. По числу видов и внутривидовых таксонов во всех водохранилищах лидировали порядки *Chlorococcales* (зеленые) и *Raphales* (диатомовые), составляющие 20—37 (19 % в целом) и 11—23 % (22 %) от общего числа выявленных таксонов рангом ниже рода. Из родов в этом отношении выделялись *Navicula*, *Scenedesmus* и *Trachelomonas*, насчитывающие свыше 100 видов, разновидностей и форм — 146 (6 %), 121 (5 %) и 106 (4 %).

Альгофлора водохранилищ волжского бассейна представлена в основном космополитными видами, составляющими от 67 до 77 % от состава локальных флор,

ТАБЛИЦА 5

Ранговая структура альгофлор водохранилищ

Водохранилища	Таксономические ранги и их число						Всего
	отделы	порядки	роды	виды	внутривидовые таксоны	идентифицированные рода	
Шекснинское	8	29	233	904	215	4	1123
Иваньковское	9	32	193	676	102	2	780
Угличское	8	24	134	406	54	4	464
Рыбинское	8	28	237	972	196	4	1172
Горьковское	9	29	210	745	96	5	846
Чебоксарское	9	27	176	708	120	7	835
Куйбышевское	8	33	250	1161	242	2	1405
Саратовские	8	33	208	853	151	2	1006
Волгоградское	8	30	187	627	96	2	725
Всего	9	39	364	1972	489	14	2475
Коэффициент вариации (*C*), %	6	10	18	28	45		

облигатными обитателями планктона (37—49 %), индифферентными по отношению к солености (55—67 %) и pH воды (37—47 %), β-мезосапробами (19—30 %). Соотношение различных эколого-географических групп водорослей слабо варьировало между водохранилищами. Можно лишь отметить, что число галофилов и мезогалобов в направлении от Верхней к Нижней Волге постепенно увеличивалось, а галофобов, наоборот, снижалось по мере нарастания минерализации воды (рис. 3).

Богатство альгофлор планктона водохранилищ волжского бассейна сопоставимо с таковым водохранилищ р. Днепр, где к 1998 г. выявлено в совокупности 1192 видов (1574, включая внутривидовые таксоны) (Щербак, 2000). В крупных зарегулированных сибирских реках, в частности в р. Ангаре и ее водохранилищах, за период 1972—1988 гг. насчитывалось 1160 видов, разновидностей и форм планктонных водорослей (Воробьева, 1995), в р. Оби — 905 (689 видов) (Науменко, 1995), в р. Енисей — 660 за период 1972—1983 гг. (Кузьмина, 1988), в р. Лене — 491 (Васильева, 1989). Во всех перечисленных реках и их водохранилищах по числу таксонов внутриродового ранга лидировали зеленые и диатомовые водоросли. Лишь богатство альгофлоры рек Оби и Лены формировалось в основном за счет

ТАБЛИЦА 6

Соотношение таксономических ранговых альгофлор водохранилищ

Соотношение рангов	Водохранилища								
	Ш	И	У	Р	Г	Ч	К	С	В
П/О	3.6	3.6	3.4	3.5	3.2	3.0	4.1	4.1	4.3
Р/П	8.0	6.0	5.6	8.5	7.2	6.5	7.6	6.3	6.2
В/Р	3.9	3.5	3.0	4.0	3.5	4.0	4.6	4.1	3.4
Вн./В	0.2	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2	0.2
В/Вн.	4.2	6.6	7.5	4.9	7.8	5.9	4.8	5.6	6.5

Примечание. О — число отделов, П — число порядков, Р — число родов, В — число видов, Вн. — число внутривидовых таксонов. Сокращение названий водохранилищ, как на рис. 2.

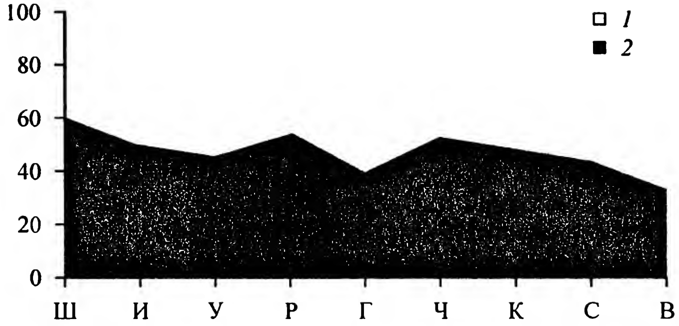


Рис. 3. Изменение относительного числа видов (%) — индикатора галобности в водохранилищах.
По оси абсцисс — обозначения те же, что и на рис. 2; по оси ординат — доля, %. *1* — галофилы + мезогалобы, *2* — галофобы.

Bacillariophyta и в меньшей степени *Chlorophyta*, что характерно для всех крупных российских рек, впадающих в Северный Ледовитый океан (Науменко, 1994). В остальных реках (Енисей, Ангара, Днепр, Волга) зеленые водоросли по разнообразию превалировали над диатомовыми. Только в Верхнем Енисее разнообразие фитопланктона формировалось в основном диатомовыми водорослями, а в Нижнем Енисее — зелеными, поскольку Верхний Енисей по гидрологическому режиму — горная река.

В зарегулированных сибирских реках богатство флоры планктонных водорослей увеличивалось от истока к устью (в направлении с юга на север) по мере увеличения боковой приточности. В волжском бассейне общее число таксонов фитопланктона рангом ниже рода, наоборот, снижалось от Верхней (1681, без Шекснинского водохранилища — 1406) и Средней (1773) к Нижней Волге (1175). При этом таксономическое разнообразие в Средней Волге несколько выше, чем в Верхней, поскольку на бассейн Средней Волги приходится основная часть водосбора реки (78 %) за счет впадающих в нее рек Оки и Камы (Фортунатов, 1971). В нижней незарегулированной части Волги и ее дельте в 1964—1969 гг. обнаружено 287 видов, разновидностей и форм фитопланктона (Волошко, 1971). В 1984—1991 гг. их число увеличилось — 390 (Лабунская, 1995). Анализ таксономического списка водорослей, приведенного в монографии «Волга и ее жизнь» (1978), показал общую картину снижения флористического разнообразия планктона в направлении Верхняя Волга — 1430, Средняя Волга — 766, Нижняя Волга — 541. Эту закономерность подтвердили и результаты наших летних наблюдений в 1989 г. (рис. 4). Подобное распределение в реке наблюдается и в отношении некоторых водных животных, в частности паразитов рыб (Молодожникова и др., 2005) и свободноживущих простейших (Жуков и др., 1997), т. е. характерно для биоты Волги в целом. Такая же тенденция прослеживалась и в изменении богатства флоры планктона Днепра (Приймаченко, 1981): в Верхнем Днепре за период с 1959 по 1963 г. обнаружено 492 вида и внутривидовых таксона (416 видов), в Среднем Днепре — 421 (349), в Нижнем Днепре — до 198, что, несомненно, связано со снижением плотности гидрографической сети в южной части Днепра, расположенной в степной зоне. В этой зоне формирование водного стока происходит в основном за счет снеговых и подземных вод. Полученные результаты и приведенные факты свидетельствуют о том, что флористическое разнообразие планктонных водорослей в крупных европейских реках, текущих с севера на юг, снижается от истока к устью, а в сибирских реках, текущих с юга на север, наоборот, увеличивается по мере уве-

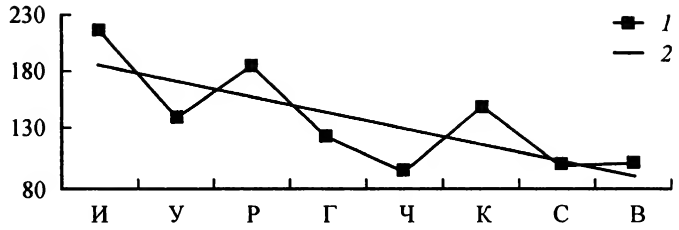


Рис. 4. Изменение богатства фитопланктона в водохранилищах Волги в августе 1989 г.

По оси абсцисс — водохранилища: обозначения те же, как на рис. 2; по оси ординат — число видов, разновидностей и форм. *1* — число видов, разновидностей и форм; *2* — линия тренда.

личения речной сети бассейна. Тем не менее видовое богатство фитопланктона волжских водохранилищ весьма слабо коррелирует с их боковой приточностью (табл. 2), так как в Верхней и Нижней Волге последняя сходна как по абсолютным, так и по относительным величинам (Фортунатов, 1971). Однако при этом нельзя забывать, что сток с водосбора в водохранилища может осуществляться не только через реки, но и через болота. Степень заболоченности бассейна в лесной зоне, где расположены Верхняя и Средняя Волга, выше, чем в степной и зоне полупустыни. Болота сами по себе могут быть флористическим донором водоемов, принимающих их сток, так как разнообразие их альгофлоры сопоставимо с таковым в водохранилищах и озерах (Куликовский, 2007). Поэтому в целом можно говорить о влиянии зональности на таксономическое разнообразие водорослей планктона водохранилищ волжского бассейна, что выражалось в его уменьшении с севера на юг.

Как и в ряде водохранилищ рек Ангары (Воробьева, 1995), Днепра (Приймаченко, 1981), Днестра (Шаларь, 1971) и Енисея (Приймаченко и др., 1993), обогащение флоры планктона Волги произошло после зарегулирования ее стока (Волга.., 1978), что связано с увеличением биотопического разнообразия и улучшением условий минерального питания водорослей. Однако как изменялось богатство планктонной флоры волжских водохранилищ дальше во времени, оставалось не ясным. Для решения этого вопроса были проанализированы имеющиеся литературные данные (Строганов, Захаров, 1927; Неизвестнова-Жадина, 1941; Мороховец, 1959; Буторина, 1961, 1966; Приймаченко, 1961; Есырева и др., 1968; Далечина, 1971; Миргородченко, 1972; Кузьмин, 1976, 1980; Девяткин, Кузьмин, 1978; Андросова, 1983; Герасимова, 1996; Корнева, Соловьева, 2000; Ляшенко, 2001; Паутова, Попченко, 2001; Колеватова Г. А., цит. по: Попченко, 2001; Корнева, 2001; Тишакова О. Г., цит. по: Попченко, 2001), по которым можно заключить, что богатство фитопланктона в отдельных водохранилищах варьировало от 116 (Паутова, Попченко, 2001) до 420 (Кузьмин, 1976) таксонов рангом ниже рода, обнаруженных за год в период открытой воды. Общее число таксонов в водохранилищах увеличивалось в конце 1960-х—начале 1970-х годов (рис. 5), в период завершения основного строительства Волго-Камского каскада, что совпадало с маловодной фазой общей увлажненности волжского бассейна. В последующие годы оно стабилизировалось, а затем в начале 1980-х годов стало несколько снижаться. Последнее указывалось и для фитопланктона самого молодого в волжском каскаде Чебоксарского водохранилища (Охапкин и др., 1998). В дельте Волги снижение видового богатства фитопланктона отмечалось к концу 1980-х годов (Курочкина, 1990).

Анализ многолетнего изменения видового богатства фитопланктона в 4 водохранилищах (Иваньковское, Рыбинское, Горьковское и Куйбышевское), по кото-

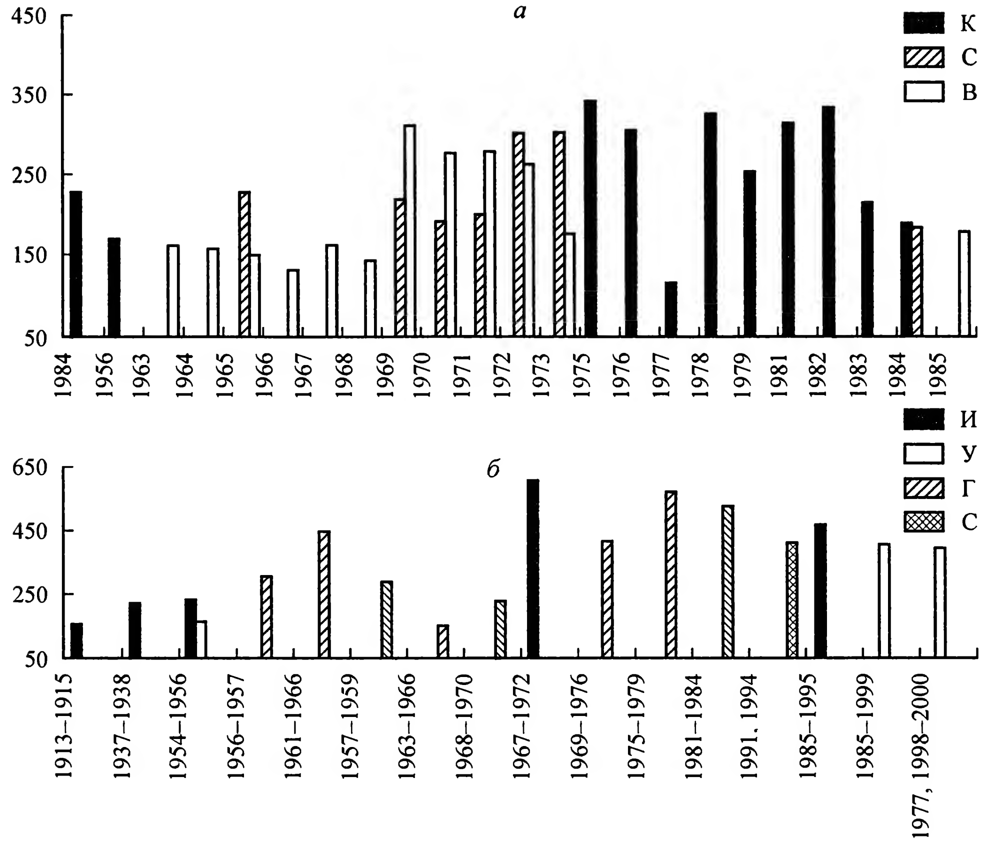


Рис. 5. Изменение богатства фитопланктона на отдельных участках и водохранилищах Волги в разные годы.

По оси ординат — число таксонов рангом ниже рода, по оси абсцисс — года. Водохранилища: *а*: К — Куйбышевское, С — Саратовское, В — Волгоградское; *б*: И — Иваньковское, У — Угличское, Г — Горьковское, С — Саратовское.

ТАБЛИЦА 7

Число видов и внутривидовых таксонов планктонных водорослей (*n*) в некоторых водохранилищах в периоды различных фаз водности

Фаза водности	Водохранилища							
	Иваньковское		Рыбинское (Шекснинский плес)		Горьковское		Куйбышевское	
	годы	*n*	годы	*n*	годы	*n*	годы	*n*
Многоводная	1954—1956	240	1955	228	1956—1957	310	1948—1959	202 ± 22
	1985—1995	480	1981	231	1989—1992	394	1977—1984	252 ± 31
Маловодная	1967—1972	611	1963—1966	372 ± 16	1961—1976	437	1975—1976	325 ± 18
Литературный источник	Буторина, 1961; Девяткин, Кузьмин, 1978; Лященко, 2001		Кузьмин, 1976; оригинальные данные		Приймаченко, 1961; Есырева и др., 1968; Кузьмин, 1980; Оригинальные данные		Андросова, 1983; Паутова, Попченко, 2001	

рым имеются наиболее представительные данные с 1940-х до 1990-х годов (табл. 7), показал, что его снижение происходило в многоводные периоды: 1949—1962 и 1977—1995 гг., а увеличение — в маловодную (1963—1976 гг.).

Заключение

На основании инвентаризации планктона 9 водохранилищ волжского бассейна за последние 50 лет установлено, что их полная флора насчитывает 2475 таксонов рангом ниже рода (1972 вида). Наибольшее богатство водорослей наблюдается в самых крупных по площадям акваторий и прибрежных мелководий Куйбышевском — 1405 (1161) и Рыбинском — 1172 (972) водохранилищах. Разница в богатстве флор определяется морфометрическими характеристиками и соответственно биотопическим разнообразием водоемов. Значительное сходство таксономических и эколого-географических спектров локальных флор водохранилищ показывает, что альгофлору водохранилищ волжского бассейна представляет единое флористическое ядро.

Географическая зональность в распределении фитопланктона от Верхней к Нижней Волге проявляется в снижении его флористического и бета-разнообразия (увеличении сходства флор), относительного богатства зеленых водорослей, числа видов, свойственных слабоминерализованным водам, в увеличении относительного богатства диатомовых, а также числа видов, предпочитающих высокоминерализованные воды.

Континуальность изменения соотношения отдельных таксономических групп планктонных водорослей на русловых участках вдоль продольного профиля водохранилищ не нарушилась, несмотря на то, что современное русло Волги представляет череду разных по гидрофизическому режиму, морфометрии и продуктивности водоемов.

Многолетнее изменение богатства флор планктонных водорослей в водохранилищах сопряжено со сменой фаз водности, т. е. с их гидроклиматическим режимом.

Благодарности

Автор выражает свою искреннюю благодарность В. В. Соловьевой за помощь при обработке проб фитопланктона.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00370).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М., 1980. 142 с.

Андросова Е. Я. Фитопланктон // Куйбышевское водохранилище. Л., 1983. С. 102—111.

Болохонцев Е. Н. Материалы для изучения фитопланктона Волги по наблюдениям с 15 июня по 4 сентября 1901 г. // Работы Волжской биол. станции. Саратов, 1902. Т. 1. Вып. 2. С. 93—101.

Болохонцев Е. Н. Наблюдения над фитопланктоном р. Волги за лето 1902 г. // Ежегодник Волжской биол. станции. Саратов, 1903. Вып. 1. С. 63—155.

Буторина Л. Г. Фитопланктон Иваньковского водохранилища в 1954—1956 гг. // Тр. Ин-та водохранилищ АН СССР. 1961. Вып. 4 (7). С. 20—23.

Буторина Л. Г. Фитопланктон Угличского водохранилища в 1954—1956 гг. // Растительность волжских водохранилищ. Л., 1966. С. 36—42.

Васильева И. И. Анализ видового состава и динамики развития водорослей водоемов Якутии. Якутск, 1989. 48 с.

Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П. и др. Водоросли. Справочник. Киев, 1989. 608 с.

Волга и ее жизнь / Под ред. Н. В. Буторина, Ф. Д. Мордухай-Болтовского. Л., 1978. 348 с.

Волошко Л. Н. Видовой состав фитопланктона нижней Волги и ее дельты // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 11. С. 1674—1680.

Воробьева С. С. Фитопланктон водоемов Ангары. Новосибирск, 1995. 126 с.

Вуглинский В. С. Водные ресурсы и водный баланс крупных водохранилищ СССР. Л., 1991. 223 с.

Герасимова Н. А. Фитопланктон Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Тольятти, 1996. 200 с.

Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л., 1985. 243 с.

Далечина И. Н. Фитопланктон Волгоградского водохранилища в 1963—1967 гг. // Тр. Саратовского отд. ГосНИОРХ. 1971. Т. 10. С. 30—46.

Девяткин В. Г., Кузьмин Г. В. Фитопланктон // Иваньковское водохранилище. Л., 1978. С. 71—85.

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Л., 1988. Т. II. Вып. 1. 116 с.

Есырева В. И. Фитопланктон Волги по наблюдениям 1931 г. против г. Горького // Уч. Зап. Горьковск. гос. ун-та. 1935. Вып. 4. С. 83—117.

Есырева В. И., Петрова М. А., Тухсанова Н. Г., Шахматова Р. А. Изучение гидрохимии, планктона и бентоса нижней части Горьковского водохранилища // Уч. зап. Горьковского гос. ун-та. 1968. Сер. биол. Вып. 90. С. 72—75.

Жуков Б. Ф., Жгарёв Н. А., Мыльникова З. М. Кадастр свободноживущих простейших Волжского бассейна. Ярославль, 1997. 45 с.

Киселев И. А. К вопросу о количественном и качественном составе фитопланктона водохранилища на Волге // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1948. Т. 8. Вып. 3. С. 567—584.

Корнева Л. Г. Альгофлора планктона водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. М., 1989. 70 с. Деп. в ВИНИТИ 16.08.1989, № 5531-в 89.

Корнева Л. Г. Водоросли // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль, 2001. С. 37—41.

Корнева Л. Г. Фитопланктон Волги: разнообразие, структура сообществ, стратегия развития // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск, 2005. С. 119—141.

Корнева Л. Г., Генкал С. И. Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона Волжских водохранилищ // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль, 2000. С. 3—103.

Корнева Л. Г., Соловьева В. В. Фитопланктон // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыборазведения. Ярославль, 2000. С. 41—65.

Кузьмин Г. В. Водоросли планктона Шекснинского и сопредельной акватории Рыбинского водохранилищ // Биология, морфология и систематика водных организмов. Л., 1976. С. 3—60.

Кузьмин Г. В. Биомасса и структура планктонных фитоценозов Горьковского водохранилища // Круговорот веществ и биологическое самоочищение водоемов. Киев, 1980. С. 68—75.

Кузьмина А. Е. Фитопланктон р. Енисей в условиях зарегулирования (1972—1983 гг.) // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. на III Всесоюз. науч. конф. Иркутск, 1988. С. 105.

Куликовский М. С. Диатомовые водоросли некоторых сфагновых болот европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2007. 25 с.

Курочкина Т. Ф. Оценка состояния фитопланктона в условиях антропогенного загрязнения дельты реки Волги // Экологические проблемы охраны живой природы. М., 1990. Ч. 3. С. 211—212.

Лабунская Е. Н. Фитопланктон Нижней Волги и Северного Каспия, его значение в оценке качества воды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 24 с.

Ляшенко О. А. Планктонная альгофлора Иваньковского и Угличского водохранилищ // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 10. С. 26—34.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. М., 1975. 239 с.

Минеева Н. М. Формирование первичной продукции водохранилищ Волжского каскада // Водные ресурсы. 1995. Т. 22. № 6. С. 746—756.

Минеева Н. М. Эколого-физиологические аспекты формирования первичной продукции планктона водохранилищ Волги: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Нижний Новгород, 2003. 42 с.

Миргородченко Н. Н. Фитопланктон // Распределение и численность промысловых рыб Куйбышевского водохранилища и обусловливающие их факторы. Казань, 1972. С. 10—15. (Тр. Татарск. отд. Гос. НИОРХ. Вып. XII).

Молодожникова Н. М., Жохов А. Е., Пугачева М. Н. Видовое разнообразие паразитов рыб бассейна Волги // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: Матер. II Межрегион. науч. конф. зоологов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 2005. С. 143—144.

Мороховец Л. В. Фитопланктон Куйбышевского водохранилища в год его заполнения // Тр. ИБВВ АН СССР. 1959. Вып. 2 (5). С. 22—30.

Науменко Ю. В. Видовое разнообразие фитопланктона Оби // Сибирский экологический журн. 1994, Т. 1. № 6. С. 575—580.

Науменко Ю. В. Водоросли фитопланктона реки Оби. Препринт. Новосибирск, 1995. 55 с.

Неизвестнова-Жадина Е. С. Планктон Иваньковского водохранилища в 1937—1938 гг. // Тр. Зоологического института. 1941. Т. VII. Вып. 1. С. 170—192.

Охапкин А. Г., Черников А. А., Захаров Ю. К. Динамика видового состава фитопланктона эвтрофного водохранилища в первые годы существования // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 4. С. 69—78.

Папченков В. Г. Водохранилища и проблемы флористического разнообразия // Биотехнологические проблемы бассейна Верхней Волги. Ярославль, 1998. С. 49—52.

Паутова В. Н., Попченко И. И. Видовой состав и динамика биомассы фитопланктона (1957—1984 гг.) // Динамика фитопланктона нижней Волги — от реки к каскаду. Тольятти, 2001. С. 186—209.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 287 с.

Попченко И. И. Видовой состав и динамика фитопланктона Саратовского водохранилища. Тольятти, 2001. 148 с.

Приймаченко А. Д. Фитопланктон Волги от Ярославля до Сталинграда // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1959. Т. 2 (5). С. 52—65.

Приймаченко А. Д. Фитопланктон Горьковского водохранилища в первые годы его существования (1956—1957) // Тр. Ин-та биол. водохранилищ. М.; Л., 1961. Вып. 4 (7). С. 3—19.

Приймаченко А. Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и Днепровских водохранилищ. Киев, 1981. 276 с.

Приймаченко А. Д., Шевелева Н. Г., Покатилова И. Л. и др. Продукционно-гидробиологические исследования Енисея. Новосибирск, 1993. 197 с.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли — показатели солености воды // Диатомовый сборник. Л., 1953. С. 186—205.

Соловьева В. В., Корнева Л. Г. Структура и динамика фитопланктона мелководий и пелагиали Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. 2006. № 4. С. 34—41.

Строганов С. Н., Захаров Н. Г. Волга, Ока и Москва-река в качестве источников водоснабжения г. Москвы // Тр. комис. по изысканию новых источников водоснабжения г. Москвы. М., 1927. 209 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Пер. с англ. М., 1980. 325 с.

Фитопланктон Нижней Волги. Водохранилища и низовье реки / Под ред. И. С. Трифоновой. СПб., 2003. 232 с.

Фортунатов М. А. О некоторых проблемах изучения Волги и водоемов волжского бассейна // Волга-1. Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов. Куйбышев, 1971. С. 11—18.

Шаларь В. М. Фитопланктон водохранилищ Молдавии. Кишинев, 1971. 203 с.

Щербак В. Л. Структурно-функціональна характеристика дніпровского фітопланктону: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Київ, 2000. 32 с.

Эдельштейн К. К. Водохранилища России: экологические проблемы и пути их решения. М., 1998. 277 с.

Эльдарова-Сергеева М. К. Фитопланктон дельты р. Волги за 1909 г. // Тр. Астрахан. Ихтиол. лабор. Астрахань, 1913. Т. 2. Вып. 7. 83 с.

Ettl H. Chlorophyta I. *Phytomonadina* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. 1983. Bd 9. 807 S.

Foged N. Observations of the freshwater diatom flora in the neighbourhood of Tromsø in North Norway // Acta Borealia A. Sci. 1960. N 16. 40 p.

Hustedt F. Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeenflora von Java. Bali und Sumatra // Arch. Hydrobiol. Suhhl. 1939. Bd 16. S. 274—394.

Kolbe R. W. Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser Diatommeen // Pflantenforschung. 1927. H. 7. 146 s.

Komárek J., Fott B. Chlorophyceae (Grünalgen). Ordnung: *Chlorococcales* // Die Binnengewässer. Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie. Stuttgart, 1983. Bd 16. Teil 7. Hälfte 1. 1044 S.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprocaryota 1. Teil: *Chroococcales* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. 1999. Bd 19/1. 548 p.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprocaryota 1. Teil: *Oscillatoriales* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. 2005. Bd 19/2. 759 p.

Korneva L. G., Solovyova V. V. Spatial organization of phytoplankton in reservoirs of Volga River // Int. Rev. Hydrobiology. 1998. Vol. 83. P. 163—166.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 1. 1986. Bd 2/1. 876 S., Teil 2. 1988. Bd 2/2. 596 S., Teil 3. 1991a. Bd 2/3. 576 S., Teil 4. 1991б. Bd 2/4. 437 S.

Popovský J., Pfiester L. A. Dinophyceae (Dinoflagellida) // Süßwasserflora von Mitteleuropa. 1990. Bd 6. 272 S.

Preising H. S. A modern concept of chrysophyte classification // Chrysophyte algae: ecology, phylogeny and development. Cambridge, 1995. P. 47—74.

Sládeček V. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. 1973. Beih. 7. 218 S.

Wegl R. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. 1983. Bd 26. 175 S.

SUMMARY

The analysis of planktic algae floras, their ecological / geographical characteristics, and taxonomic structures in the Volga River reservoirs and in the adjacent Sheksna Reservoir have been carried out upon the base of literature and original data (the data set covers 1953—2004). The analysis of the similarities in the Volga basin reservoirs' floras has been carried out. The factors influencing complexities of the reservoirs' flora revealed. The role of latitudinal zonality in formation of the reservoirs' algal flora is shown. Comparison between the flora complexities and those ones in the other large rivers with flows regulated by dams is made.

УДК 757.22 : 582.734 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 11

© И. А. Шанцер, В. Н. Войлокова

СКОЛЬКО ВИДОВ, РОДСТВЕННЫХ *ROSA MAJALIS*, РАСТЕТ В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ?

I. A. SCHANZER, V. N. VOILOKOVA. HOW MANY SPECIES RELATED TO *ROSA MAJALIS* GROW IN THE EUROPEAN PART OF RUSSIA?

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН
127276 Москва, Ботаническая ул., 4
E-mail: ischanzer@mail.ru
Поступила 21.11.2007

Rosa majalis s. l. — широко распространенный евразиатский вид, в Восточной Европе часто рассматриваемый, как комплекс близкородственных видов *R. majalis* s. str., *R. glabrifolia*, *R. gorinkensis* и *R. pratorum*, различающихся преимущественно характером опушения листьев. Для уточнения статуса этих 4 узко понимаемых видов мы исследовали внутри- и межпопуляционную изменчивость 3 крупных смешанных популяций шиповников из Московской и Волгоградской областей. Анализ 25 морфологических признаков методом неметрического многомерного шкалирования показал, что различение *R. majalis* s. str., *R. glabrifolia* и *R. gorinkensis* возможно только по признакам опушения и железистости листьев, никак не коррелирующих ни с остальными морфологическими признаками, ни с молекулярными (ISSR) маркерами генома. Распределение последних не позволяет различать отдельные виды в пределах *R. majalis* s. l., но, напротив, позволяет дифференцировать друг от друга все 3 изученные популяции. Мы считаем, что такой результат свидетельствует в пользу рассмотрения *R. majalis* как одного полиморфного вида. Разновидности, отличающиеся характером опушения листьев, не следует рассматривать как самостоятельные таксоны видового ранга.

Ключевые слова: *Rosa*, *Rosa majalis*, *Rosa glabrifolia*, *Rosa gorinkensis*, *Rosa pratorum*, популяции, внутривидовой полиморфизм, ISSR-маркирование.

В европейской части России секция *Cinnamomeae* DC. рода *Rosa* L. представлена несколькими видами, наиболее обычным из которых является *Rosa majalis* Herrm. (= *R. cinnamomea* L.). Хотя вид этот был описан, видимо, из Западной Европы, большая часть ареала его приходится как раз на Восточную Европу и Сибирь. На этой территории наблюдается и наибольшая морфологическая изменчивость этого вида, таксономическая трактовка которой вызывает противоречия. Согласно одной точке зрения (Meyer, 1847; Шанцер, Клинкова, 2000; Шанцер, 2006), наблюдаемая изменчивость таких признаков, как форма плодов, форма листьев и опушение листьев, цветоножек и чашелистиков простыми и железистыми волосками, представляет собой проявление внутривидовой изменчивости этого полиморфного вида. Согласно другой точке зрения (Сукачев, 1927; Бузунова, 2001; Бузунова и др., 2002; Бузунова, Камелин, 2004), различающиеся по этим признакам морфотипы следует рассматривать в качестве самостоятельных видов *R. majalis* s. str., *R. glabrifolia* C. A. Mey. ex Rupr., *R. gorinkensis* Fisch. ex Spreng. (=*R. gorenkensis* Bess.) и *R. pratorum* Sukacz. Впрочем, в публикации И. О. Бузуновой и Р. В. Камелина (2004) *R. pratorum* рассматривается как синоним *R. glabrifolia*. Третий вид, *R. gorinkensis*, в ряде работ считается возникшим в результате гибридизации *R. majalis* × *R. villosa* L. (Цвелёв, 1988; Бузунова и др., 2002).

Для того чтобы прояснить сложившуюся ситуацию и получить дополнительные данные в поддержку той или иной точки зрения, мы предприняли попытку изучения внутри- и межпопуляционной изменчивости морфологических признаков и молекулярных маркеров в 3 локальных популяциях *R. majalis* s. l. Здесь необходимо сделать небольшое предварительное замечание об экологии этого вида и о том, что представляют собой его локальные популяции. В литературе экология *R. majalis* обычно характеризуется довольно расплывчато: поймы рек, лесные поляны, опушки, луга, разреженные леса, балки, кустарниковые заросли и мела в степи (Бузунова, 2001, Бузунова и др., 2002). Все это действительно так, так же как и то, что вид часто культивируется в населенных пунктах и повсеместно дичает. Однако многолетние полевые наблюдения по всей европейской части России позволили нам убедиться в том, что в большинстве из перечисленных типов местообитаний *R. majalis* встречается спорадически и обычно в виде единичных растений, нередко образующих небольшие заросли за счет вегетативного размножения. Многочисленные же популяции этого вида, образованные многими десятками и сотнями индивидуальных растений, можно встретить только по высоким поймам и надпойменным террасам небольших рек на песчаных почвах. Каждая особь в них также образует диффузный куст или заросль, занимающую площадь до нескольких квадратных метров. Популяция состоит из десятков и сотен таких кустов или зарослей, разобщенных друг от друга пространственно и часто хорошо различающихся морфологически. 3 такие популяции в долинах рек Клязьмы, Еруслана и Иловли и были выбраны нами в качестве объектов исследования.

Следует также сказать, что в больших популяциях, как правило, встречаются одновременно несколько узко понимаемых видов из родства *R. majalis* s. l., а нередко и различные морфологически промежуточные между ними растения, растущие друг рядом с другом. Последнее обстоятельство позволило спланировать настоящее исследование и сформулировать исходные гипотезы следующим образом. Если между морфологическими признаками, диагностическими для перечисленных выше видов, и характером изменчивости молекулярных маркеров удастся обнаружить выраженную корреляцию, это будет свидетельством в пользу того, что эти виды являются самостоятельными, более или менее генетически дифференцированными таксонами. Если такой корреляции обнаружить не удастся, но, напротив, молекулярные маркеры будут коррелировать не с морфологическими особенностями, а популяционной принадлежностью растений, то это будет свидетельством того, что *R. majalis* представляет собой один полиморфный вид.

Материал и методика

Материал для исследования был собран в 3 популяциях *R. majalis* s. l.: 1) пойма и первая надпойменная терраса р. Клязьмы на границе Московской и Владимирской областей между пос. Городище и д. Омутищи (популяция М); 2) пойма

ТАБЛИЦА 1

Изученные образцы *Rosa majalis* s. l., пронумерованные в соответствии с принадлежностью к популяционным выборкам

Таксон	Популяция	№ образцов
R. majalis s. str.	M	Шанцер M1 (U9), M2 (U7), M3 (U5), M4 (OM1B),
	S	Шанцер S1 (07S001), S2 (07S013), S3 (07S015), S4 (07S017), S5 (07S021), S6 (07S030), S7 (07S031), S8 (07S037), S9 (07S038), S10 (07S050), S11 (07S104), S12 (07S105), S13 (07S108),
	V	Шанцер, Клинкова V1 (07I002), V2 (07I006), V3 (07I007), V4 (07I013), V5 (07I017), V7 (07I001)
R. glabrifolia	M	Шанцер M7 (U3), M9 (U8), M10 (U2), M11 (OM2)
	S	Шанцер S14 (07S116)
	V	Шанцер, Клинкова V13 (07I009), V14 (07I014), V15 (07I015)
R. pratorum	M	Шанцер M12 (07U001), M13 (07U002), M14 (07U003), M15 (07U006)
	S	Шанцер S15 (07S056)
R. cinnamomea var. *pseudoalpina*	M	Шанцер M8 (K6)
R. gorinkensis	M	Шанцер M5 (U4), M6 (K9)
	V	Шанцер, Клинкова V6 (07I012), V8 (07I005), V9 (07I011), V10 (07I010), V11 (07I016), V12 (07I008)
R. amblyotis	Сахалин	Игнатов AMB (6)
R. pendulina	Австрия	Шанцер PEN (SN-3-B/1)

Примечание. В скобках приведены полевые номера, указанные на гербарных этикетках.

и первая надпойменная терраса правого берега р. Еруслан на границе Волгоградской и Саратовской областей в окрестностях с. Салтово (популяция S); 3) пойма правого берега р. Иловля ниже г. Иловля Волгоградской области (популяция V).

Численность каждой из популяций по данным приблизительного учета составляет несколько сотен индивидуальных растений. Во всех местонахождениях растения встречаются по краю лесных полян, на опушках или по краям пойменных кустарниковых зарослей на песчаных почвах. Видовая принадлежность растений определялась по «Флоре Восточной Европы» (Бузунова, 2001) в соответствии с предложенной в этой обработке таксономической трактовкой. Из каждой популяции были взяты выборки гербарных образцов с 15 индивидуальных растений, располагавшихся на заведомо достаточно большом расстоянии друг от друга и/или четко различавшихся морфологически. Сведения о составе выборок приведены в табл. 1. Один образец из популяции M отличался ото всех остальных голыми листьями с разреженным железистым опушением вдоль жилок и на поверхности листа снизу. По своим признакам он соответствует разновидности *R. cinnamomea* L. var. *pseudoalpina* C. A. Mey. (Meyer, 1847), не признаваемой в настоящее время в качестве самостоятельного таксона. В данном исследовании мы рассматриваем его наравне с 4 прочими узко понимаемыми видами из родства *R. majalis*.

В качестве внешней группы были использованы 2 образца *R. amblyotis* C. A. Mey. и *R. pendulina* L. (= *R. alpina* L.). Все изученные образцы хранятся в гербарии ГБС РАН (MHA). Диагностические признаки видов из родства *R. majalis* s. l. приведены в табл. 2. Все собранные гербарные образцы, включая внешнюю группу, были изучены в отношении 25 морфологических признаков, в том числе используемых в диагностике видов. Изученные признаки перечислены в табл. 3. Эти же образцы (всего 47) были изучены методом ISSR-маркирования. В качест-

ТАБЛИЦА 2

Диагностические признаки таксонов из родства *Rosa majalis* (по: Сукачев, 1927; Бузунова, 2001; Бузунова, Камелин, 2004)

Признак	*R. majalis* s. str.	*R. glabrifolia*	*R. pratorum*	*R. gorinkensis*
Листья снизу	Опушенные, без железок	Голые, без железок	Голые или слабо опушенные, без железок	Опушенные, с железками
Зубцы по краю листа	Простые, туповато-заостренные	Простые, острые	Простые, острые	Сдвоенные, с железками
Длина концевого листочка	До 45 мм	До 45 мм	До 70 мм	До 45 мм
Цветоножки	Обычно голые	Обычно голые	Часто железисто-щетинистые	Голые или железисто-щетинистые
Плоды	Шаровидные, эллиптические или кувшинчатые	Обычно шаровидные	Обычно эллиптические, яйцевидные или урновидные	Шаровидные или эллиптические

ве праймеров для исследования полиморфизма межмикросателлитных (ISSR — Inter Simple Sequence Repeat) участков генома были использованы 8 олигонуклеотидных последовательностей, комплементарных микросателлитным повторам (табл. 4). Температуру плавления для каждого праймера рассчитывали по формуле $T = 4(G + C) + 2(A + T)$ и окончательно выбирали, основываясь на результатах реакций, проведенных с градиентом температур отжига для каждого праймера.

ТАБЛИЦА 3

Изученные морфологические признаки

№	Признак
1	Высота растения, м
2	Длина среднего листочка, мм
3	Отношение длины ср. листочка к ширине
4	Отношение длины ср. листочка к положению макс. ширины
5	Отношение длины внешнего края зубца к длине внутреннего края
6	Край листа: простопильчатый (1); простопильчатый, иногда зубцы сдвоенные (2); двоякопильчатый (3)
7	Железки на концах зубцов: отсутствуют (1); есть иногда (2); есть (3)
8	Волоски на верхней поверхности листа: нет (1); иногда вдоль главной жилки (2); только вдоль главной жилки (3); есть (4)
9	Волоски на нижней поверхности листа: нет (1); только вдоль главных жилок (2); есть (3)
10	Волоски на главной жилке листа снизу: отсутствуют (1); прижатые (2); перпендикулярные жилке (3); и прижатые, и перпендикулярные (4)
11	Опушение главной жилки листа снизу: отсутствует (1); одноярусное (2); двухярусное (3)
12	Железки на главной жилке листа снизу: нет (1); есть, но не всегда (2); есть (3)
13	Железки на нижней поверхности листа: нет (1); есть, но не всегда (2); есть (3)
14	Длина цветоножки, мм
15	Простые волоски на цветоножке: нет (1); есть (2)
16	Железки на цветоножке: нет (1); только у 2 и 3 цветков в соцветии (2); есть (3)
17	Количество железок на мм длины цветоножки: макс.: абс. число
18	Длина ножки железки, мм, макс.
19	Длина плода, мм

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

№	Признак
20	Отношение длины плода к ширине
21	Отношение длины плода к положению макс. ширины плода
22	Отношение длины плода к длине цветоножки
23	Железки на чашелистиках: нет (1); иногда по краю (2); только по краю (3); по краю, но иногда и на поверхности (4); есть по краю и поверхности (5)
24	Цвет лепестков: розовый (1); ярко-розовый (2); малиновый (3)
25	Парные шипы на побегах: изогнутые (1); попадаются и прямые, и изогнутые (2); прямые (3)

ДНК выделяли из листьев, отобранных с гербарных образцов (20 мг каждого образца) с использованием набора NucleoSpin Plant (Macherey-Nagel, Германия). Реакционная смесь (20 мкл) содержала 10—20 нг ДНК, 20 пмолей праймера и готовый реакционный микс MaGMix (200 мкМ каждого dNTP, 1.5 мМ $MgCl_2$, 1.5 ед. Taq-полимеразы и буфер, Диалат ЛТД, Россия). ПЦР реакцию с предварительной денатурацией (95°C — 3 мин) проводили в амплификаторе MJ Research PTC-220 DNA Engine Dyad (Bio-Rad Ltd., США) в течение 35 циклов в режиме: денатурация при 94 °C — 30 с, отжиг при соответствующей температуре — 30 с, элонгация при 72 °C — 40 с + прибавление 2 с на каждый цикл. Продукты реакции разделяли электрофорезом в 1.7%-м агарозном геле в 1x трис-боратном буфере с бромистым этидием (0.5 мкг/мл) при 90 В и фотографировали. Фотографии агарозных гелей были проанализированы в программе Cross Checker 2.91 (Buntjer, 2000) с составлением бинарных матриц присутствия/отсутствия фрагментов одинаковой длины.

Матрицы, построенные по морфологическим и молекулярным данным, были проанализированы раздельно в статистической программе PAST ver. 1.67 (Hammer et al., 2001) методами неметрического многомерного шкалирования и (для молекулярных данных) ближайшего связывания, NJ (Saitou, Nei, 1987). Для оценки стабильности структуры деревьев при их построении проводился бутстреп-анализ (1000 бутстреп-реплик). Для анализа количественных и качественных (таких, как балльная оценка опушенности листьев, цвет цветков и т.д.) признаков использовалась дистанция Говера (нормализованная Манхэттен-дистанция). Для анализа бинарных данных присутствия/отсутствия ISSR фрагментов одинаковой длины использовалась мера сходства Кульчинского (Hammer et al., 2001).

При анализе матриц, построенных как по молекулярным, так и по морфологическим данным, в качестве сравниваемых выборок мы рассматривали либо 3 популяции *R. majalis* s. l., либо отдельные таксоны. В матрицах присутствия/отсутствия

ТАБЛИЦА 4

Последовательности использованных в работе праймеров (Y = T C (пиримидины), R = G A (пурины))

Название праймера	Последовательность праймера	Длина, н	Название праймера	Последовательность праймера	Длина, н
M1	$(AC)_8CG$	18	M7	$(CAG)_5$	15
M2	$(AC)_8YG$	18	M8	$(GTG)_5$	15
M3	$(GA)_8YC$	18	M9	$(GACAC)_4$	20
M4	$(AG)_8YC$	18	M12	$(CA)_6RY$	14

ISSR-маркеров ампликоны, отсутствовавшие хотя бы у одного образца в пределах выборки, считались *полиморфными*. Следует оговорить, что под полиморфизмом в данном случае мы подразумеваем только факт непостоянного присутствия конкретного ампликона в данной выборке, а не наличие какого-либо полиморфизма самих ампликонов. Ампликоны, встречавшиеся в пределах только одной выборки и полностью отсутствовавшие во всех остальных, считались *специфическими*, независимо от того, у всех ли образцов выборки они были обнаружены.

Результаты

В каждой из изученных популяций было встречено несколько видов из родства *R. majalis* s. l. (табл. 1). Так, в популяции M были встречены все 4 вида, а также не признаваемая в настоящее время в качестве самостоятельного таксона разновидность *R. cinnamomea* var. *pseudoalpina*. В популяции S отмечено явное доминирование *R. majalis* s. str., здесь были встречены только по одному растению, определенному как *R. glabrifolia* и *R. pratorum*, последнее — в вегетативном состоянии. Оба растения собраны в лесной части поймы Еруслана. В популяции V были встречены 3 вида: *R. majalis* s. str., *R. glabrifolia* и *R. gorinkensis*, в приблизительно равных соотношениях.

Результаты анализа морфологических признаков в выборках из 3 популяций приведены на рис. 1—4. Как видно из диаграммы разброса на рис. 1, многомерное шкалирование позволяет достаточно хорошо разделить *R. majalis* s. str., *R. gorinkensis* и *R. glabrifolia*, в то время как *R. pratorum* и *R. cinnamomea* var. *pseudoalpina* оказываются в пределах изменчивости *R. glabrifolia*. При этом если рассматривать

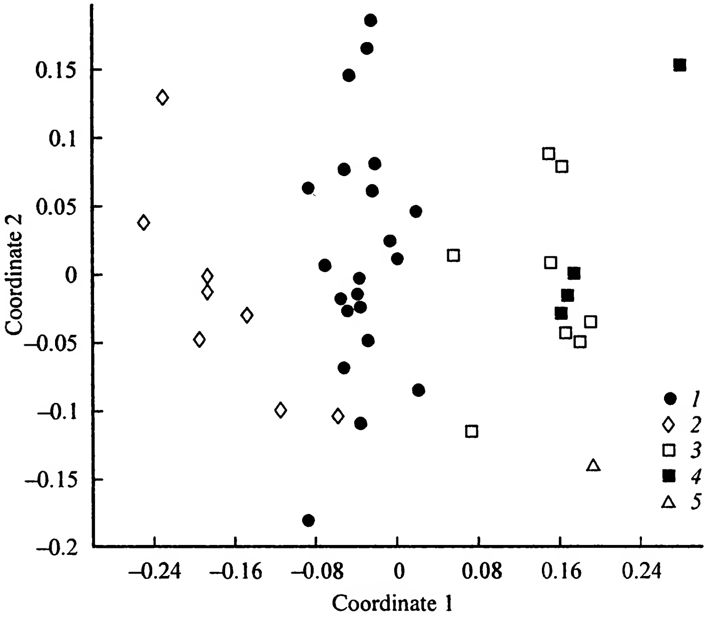


Рис. 1. Результаты многомерного шкалирования выборок из 3 популяций *Rosa majalis* s. l. по 25 морфологическим признакам (символы на диаграмме разброса соответствуют видовой принадлежности образцов).

1 — *R. majalis* s. str., *2* — *R. gorinkensis*, *3* — *R. glabrifolia*, *4* — *R. pratorum*, *5* — *R. cinnamomea* var. *pseudoalpina*.

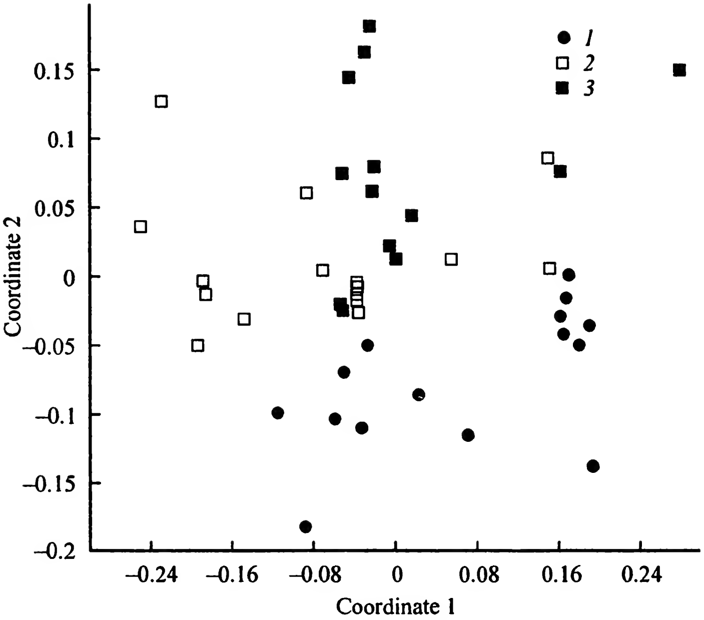


Рис. 2. То же, что на рис. 1 (символы на диаграмме разброса соответствуют популяционной принадлежности образцов).

1 — популяция M, *2* — популяция V, *3* — популяция S.

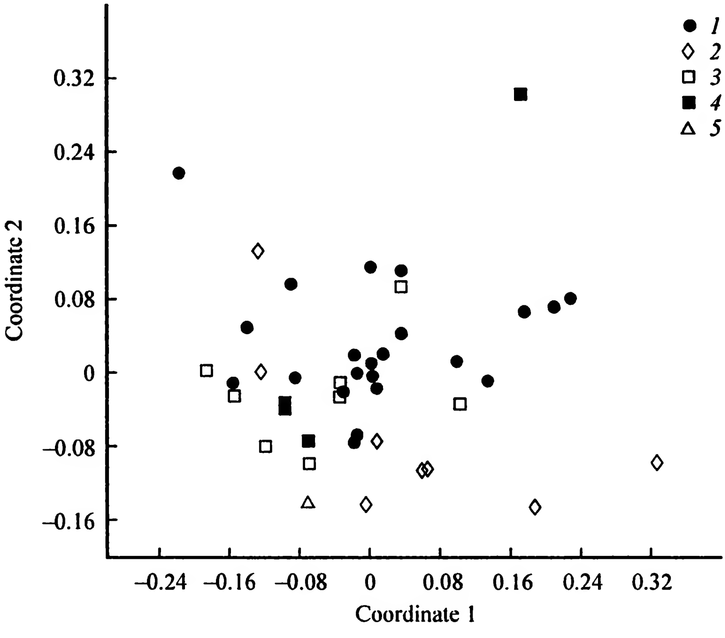


Рис. 3. Результаты многомерного шкалирования выборок из 3 популяций *Rosa majalis* s. l. по 18 морфологическим признакам (6 признаков опушения листьев исключены).

Символы на диаграмме разброса соответствуют видовой принадлежности образцов. *1* — *R. majalis* s. str., *2* — *R. gorinkensis*, *3* — *R. glabrifolia*, *4* — *R. pratorum*, *5* — *R. cinnamomea* var. *pseudoalpina*.

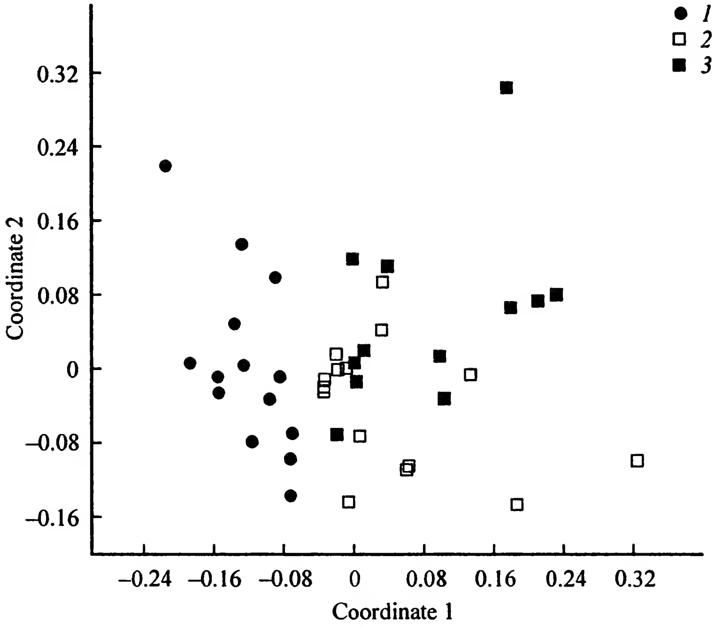


Рис. 4. То же, что на рис. 3 (символы на диаграмме разброса соответствуют популяционной принадлежности образцов).

1 — популяция M, *2* — популяция V, *3* — популяция S.

те же данные не с точки зрения видовой, а с точки зрения популяционной принадлежности отдельных образцов (рис. 2), видно, что популяция M (Московская обл.) отличается от популяций из Волгоградской обл. (S и V). Различение двух последних невозможно из-за значительного перекрывания. Однако если исключить из анализа признаки, связанные с опушением листьев простыми и железистыми волосками (признаки 8—13 в табл. 3), картина кардинально меняется (рис. 3). Облака всех 4 видов оказываются полностью перекрывающимися, и различение видов становится уже невозможным. При этом отличия московской популяции от 2 волгоградских все же сохраняются (рис. 4).

ISSR-маркирование геномов *R. majalis* s. l. из 3 популяций выявило в общей сложности 175 ампликонов, которые были использованы в дальнейшем анализе. Результаты прямого подсчета ампликонов для отдельных популяционных и видовых выборок приведены в табл. 5. Подавляющее большинство выявленных ампликонов оказались полиморфными в пределах выборок, т. е. могли как при-

ТАБЛИЦА 5

Число ампликонов в разных выборках

	M	S	V	*R. majalis* s. str.	*R. gorinkensis*	*R. glabrifolia*	*R. pratorum*
Число изученных образцов	15	15	15	23	8	8	5
Общее число ISSR ампликонов в пределах выборки	156	156	160	169	158	155	142
Полиморфных в пределах выборки	127	134	147	153	141	130	86
Специфических для отдельных выборок	4	3	6	4	0	1	0

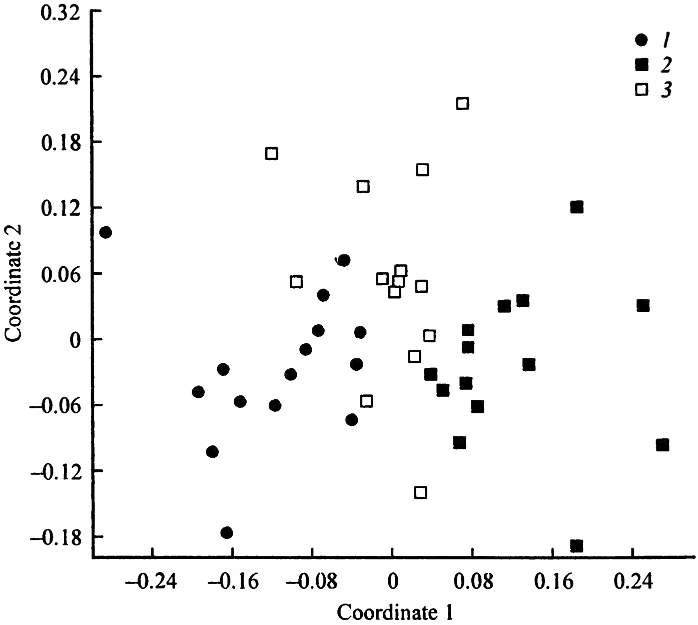


Рис. 5. Результаты многомерного шкалирования выборок из 3 популяций *Rosa majalis* s. l. по 175 ISSR маркерам (символы на диаграмме разброса соответствуют популяционной принадлежности образцов).

1 — популяция M, *2* — популяция V, *3* — популяция S.

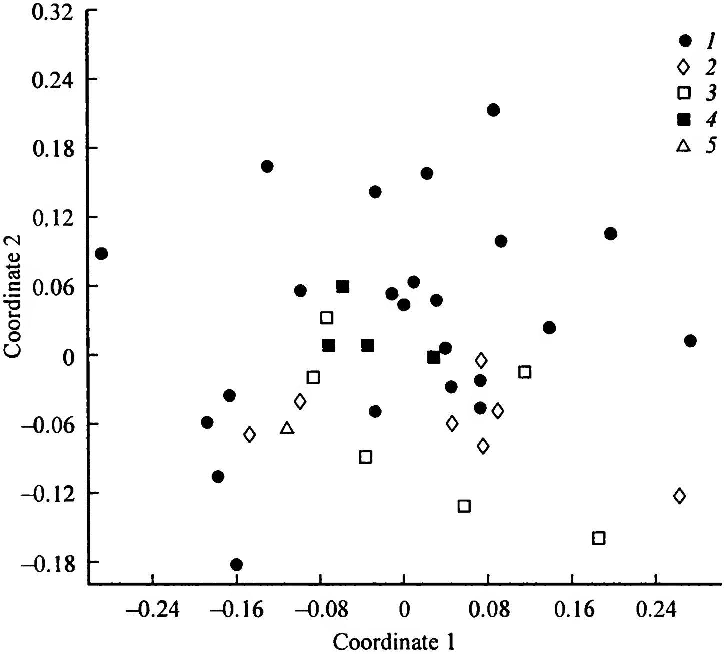


Рис. 6. То же, что на рис. 5 (символы на диаграмме разброса соответствуют видовой принадлежности образцов).

1 — *R. majalis* s. str., *2* — *R. gorinkensis*, *3* — *R. glabrifolia*, *4* — *R. pratorum*, *5* — *R. cinnamomea* var. *pseudoalpina*.

сутствовать, так и отсутствовать у отдельных растений в данной конкретной выборке. Как видно из табл. 5, специфическими для *R. majalis* s. str. (т.е. не встречающимися у *R. glabrifolia*, *R. gorinkensis* или *R. pratorum*) оказались только 4 ампликона из 169. Только один специфический ампликон был выявлен у *R. glabrifolia*, а у *R. gorinkensis* и *R. pratorum* специфических ампликонов не было выявлено вовсе. Вместе с тем популяции M, S, и V можно охарактеризовать соответственно 4, 3 и 6 специфическими ампликонами. Однако во всех перечисленных случаях специфические ампликоны оказались полиморфными, т.е. присутствующими далеко не у всех образцов соответствующей выборки.

Результаты многомерного шкалирования бинарной матрицы присутствия/отсутствия ампликонов одинаковой длины представлены на рис. 5, 6. Из диаграммы разброса на рис. 5 видно, что, несмотря на почти полное отсутствие специфических ампликонов, все 3 популяции *R. majalis* s. l. выделяются достаточно хорошо. Различение же отдельных видов в группе *R. majalis* s. l. по результатам ISSR-маркирования, напротив, оказывается невозможным: все узко понимаемые виды находятся практически полностью в пределах изменчивости узко же понимаемой *R. majalis* (рис. 6). Сходную картину показывает кластерный анализ тех же данных методом ближайшего связывания (рис. 7, 8). На полученном дереве популяция M образует отдельный кластер, в то время как популяции S и V оказываются сгруппированными в несколько соседних друг с другом кластеров. Вместе с тем бутстреп-анализ показывает крайнюю неустойчивость структуры этого дерева, большинство узлов которого имеют поддержку менее 45 процен-

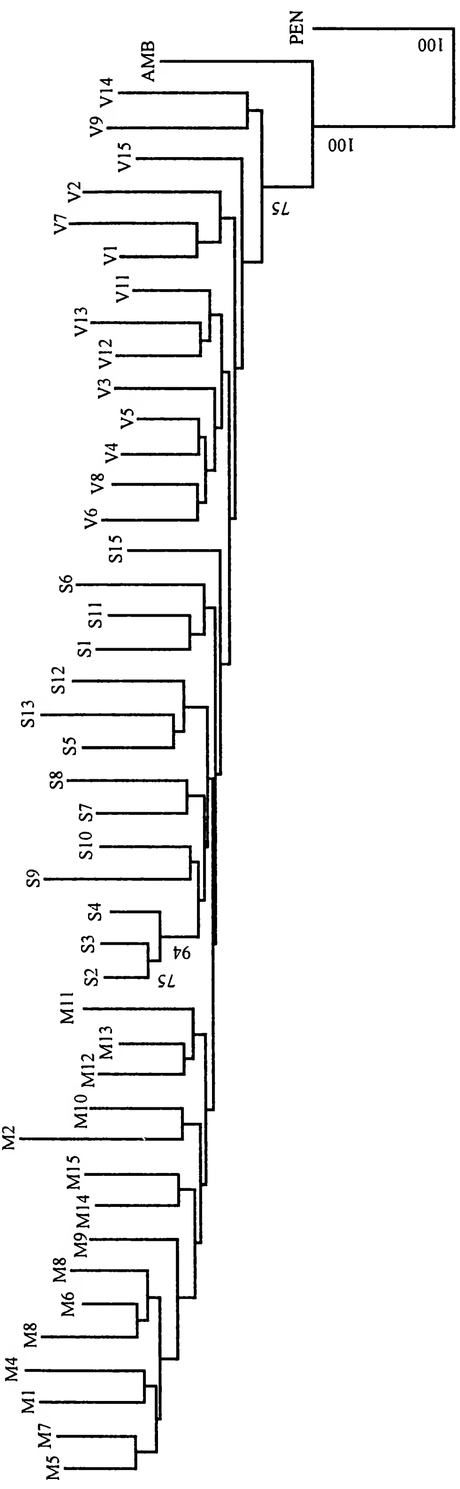


Рис. 7. Результаты NJ анализа выборок из 3 популяций *Rosa majalis* s. l. по 175 ISSR маркерам. Обозначения терминальных групп соответствуют популяционной принадлежности образцов. Внешняя группа: PEN — *R. pendulina*, AMB — *R. amblyotis*.

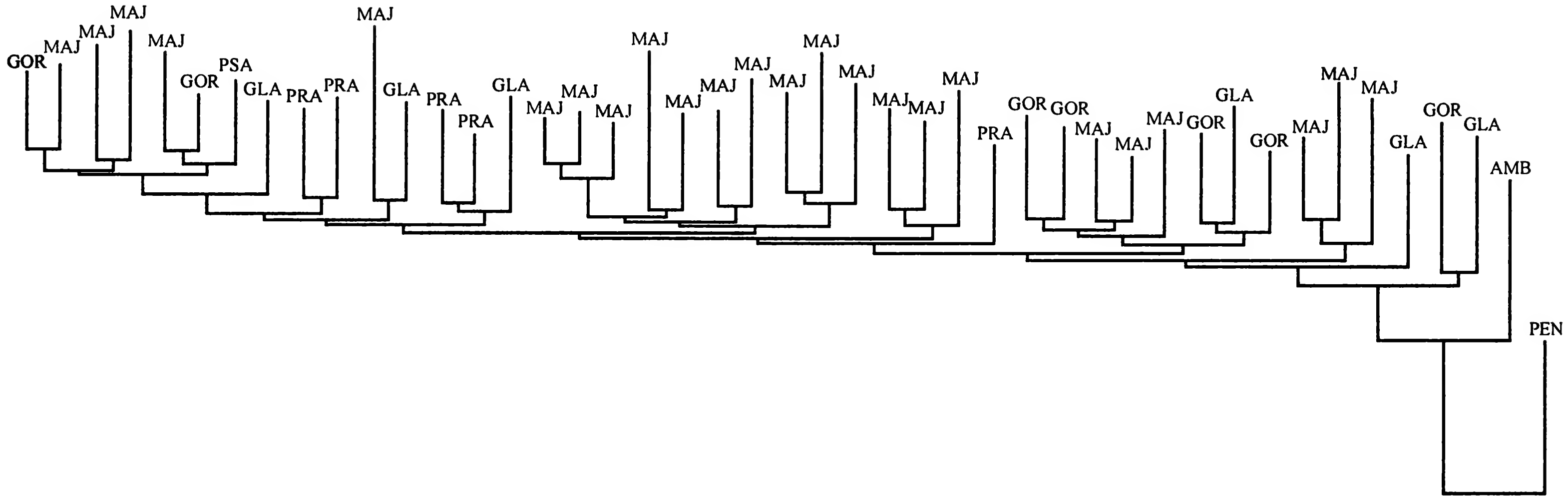


Рис. 8. Результаты NJ анализа выборок из 3 популяций *Rosa majalis* s. l. ISSR маркерам.

Обозначения терминальных групп соответствуют видовой принадлежности образцов. PEN — *R. pendulina*, AMB — *R. amblyotis*, MAJ — *R. majalis* s. str., GLA — *R. glabrifolia*, GOR — *R. gorinkensis*, PRA — *R. pratorum*, PSA — *R. cinnamomea* var. *pseudoalpina*.

тов. Стопроцентную поддержку имеют только 2 базальных узла, отделяющих исследуемую выборку от внешней группы. Кроме них поддержку в 94 и 75 процентов имеют 2 соседних узла, объединяющих в небольшой кластер образцы S2, S3 и S4 и базальный узел исследуемой группы (75 %). Распределение видов из родства *R. majalis* на данном дереве носит совершенно хаотический характер (рис. 8).

Обсуждение

Произрастание 4 близкородственных видов в смешанных популяциях уже априори наводит на размышления о том, не имеем ли мы здесь дело с внутривидовым полиморфизмом. Однако результаты анализа морфологических признаков, представленные на рис. 1, на первый взгляд подтверждают точку зрения (Бузунова, 2001) о том, что *R. majalis* s. str., *R. gorinkensis* и *R. glabrifolia* могут рассматриваться как самостоятельные виды, в то время как *R. pratorum* и разновидность *R. cinnamomea* var. *pseudoalpina* находятся в пределах изменчивости последнего из этих 3 видов. Однако более внимательный анализ показывает, что различия между *R. majalis* s. str., *R. gorinkensis* и *R. glabrifolia* сводятся исключительно к различиям в характере опушения листьев простыми и железистыми волосками. Исключение этих признаков из анализа делает перечисленные виды неотличимыми друг от друга (рис. 2), причем такие, нередко фигурирующие в ключах признаки, как острота пильчатости края листа, длина и наличие железистого опушения на цветоножках, форма плода и размеры листьев не позволяют даже частично дифференцировать эти виды. К аналогичным выводам мы пришли и ранее (Шанцер, Клинкова, 2000) при анализе внутрипопуляционной изменчивости морфологических признаков у растений, обозначенных в данной статье как популяция М.

Этот результат полностью подтверждается результатами анализа полиморфизма ISSR-маркеров, характеризующих различия между изучаемыми растениями по структуре их генома. Здесь не наблюдается даже намека на существование каких-либо отличий между *R. majalis* s. str., *R. gorinkensis* и *R. glabrifolia*. Напротив, достаточно отчетливо выявляются различия между географически удаленными популяциями, независимо от того, какими морфотипами представлена каждая из них. Все это позволяет из двух сформулированных в начале настоящей статьи гипотез выбрать вторую: *R. majalis* представляет собой единый, широко распространенный, полиморфный вид, изменчивый в отношении характера и степени опушенности листьев отдельных его представителей. Неполное разделение популяций при анализе молекулярных данных ничуть не противоречит, но, напротив, вполне соответствует такой точке зрения — если бы популяции полностью и четко отделялись друг от друга и характеризовались наличием мономорфных специфических ампликонов, их следовало бы скорее считать самостоятельными криптическими видами. Об этом же говорят чрезвычайно низкие значения бутстреп-поддержки в кластерном анализе. В то время как узлы, отделяющие исследуемую группу от внешней (*R. amblyotis* и *R. pendulina*), характеризуются 100%-й бутстреп-поддержкой, внутренние узлы дерева имеют поддержку ниже 45 процентов, а два узла и вовсе не имеют никакой поддержки. Это говорит о том, что структура дерева поддерживается лишь очень небольшим числом информативных признаков, случайное исключение которых при бутстреп-анализе сразу же приводит к ее нарушению. Высокая (75 и 94 %) поддержка 2 узлов, объединяющих в один кластер образцы S2, S3 и S4, также имеет свое объяснение. Все 3 образца были собраны из одной, почти сплошной заросли *R. majalis* вдоль плавней по берегу старицы р. Еруслана на расстоянии около 10 м друг от друга. Вероятно, они представляют собой один клон или группу близкородственных растений.

Следует также отметить, что полиморфизм подавляющего большинства выявленных ISSR-маркеров (табл. 5) дополнительно характеризует *R. majalis* как облигатно перекрестноопыляемый самонесовместимый вид, подтверждая выводы, сделанные ранее на основании экспериментов по самоопылению и искусственному опылению (Jičinská, 1975, 1976; Шанцер, 2006; Schanzer, Vagina, 2007). Внутривидовой полиморфизм у растений с такой системой размножения представляет собой вполне обычное явление.

В данной работе мы не исследовали специально вопрос о возможной гибридной (*R. majalis* × *R. villosa*) природе *R. gorinkensis* (Цвелёв, 1988; Бузунова и др., 2002). Вместе с тем подобное объяснение наличия железистого опушения на листьях *R. gorinkensis* представляется нам маловероятным. В нашем исследовании *R. gorinkensis* не характеризуется ни одним специфическим ампликоном ISSR (табл. 5), чего можно было бы ожидать, если бы она действительно представляла собой межсекционный гибрид. Теоретически такая гибридизация, вероятно, представима. Хотя *R. majalis* является диплоидом (2n = 14), а *R. villosa* — тетраплоидом (2n = 28), последняя, как и все прочие виды секции *Caninae* (DC) Ser., формирует в результате гетерогамного мейоза гаплоидную пыльцу (Blackburn, Harrison, 1921; Täckholm, 1920, 1922; Klášterská, Natarajan, 1974a, b). Так что в результате скрещивания, в котором *R. villosa* выступала бы в качестве донора пыльцы, можно было бы ожидать образование диплоидного (или аллотетраплоидного) потомства. Однако в ближайших окрестностях популяций М и V, где нами обнаружена *R. gorinkensis*, *R. villosa* не встречается. Более того, результаты экспериментальных скрещиваний между видами секции *Caninae* (Ritz, Wissemann, 2003) показывают, что признаки опушения листьев наследуются в таких скрещиваниях исключительно матроклинно. Наши собственные данные (Schanzer, Vagina, 2007) по природной спонтанной гибридизации между *R. canina* L. и *R. majalis* в Волгоградской обл. свидетельствуют о том, что перенос пыльцы, видимо, значительно чаще осуществляется в обратном направлении, от *R. majalis* к видам секции *Caninae*, а не наоборот. При этом гибридное потомство по совокупности признаков оказывается принадлежащим к секции *Caninae*, и только специальные исследования могут продемонстрировать участие в гибридизации *R. majalis*. Вместе с тем вопрос о существовании интрогрессивной гибридизации между *R. majalis* и видами секции *Caninae* в области перекрывания их ареалов и о гибридной природе *R. gorinkensis*, в частности, пока остается открытым и требует дополнительного исследования.

В заключение можно сказать, что представление о *R. majalis* как о едином, но чрезвычайно полиморфном виде, вовсе не ново. Фактически именно так ее охарактеризовал Карл Антон Мейер в своей фундаментальной работе, посвященной видам секции *Cinnamomeae* (Meyer, 1847 : 21): «Haec species, per totum fer Imperium Rossicum, praesertim vero in ejus parte europaea late disseminate, varietatibus feracissima est; sed omnes notae, quibus hae varietates (vel subspecies) inter se differunt, inconstantes sunt et transitus ubique observantur» (Этот вид, широко распространенный почти по всей Российской Империи, особенно по ее европейской части, чрезвычайно изменчив; но все признаки, которыми эти разновидности (или подвиды) между собой различаются, непостоянны и всюду наблюдаются переходы)».

Благодарности

Авторы благодарны Г. Ю. Клинковой, А. М. Веденееву и О. И. Короткову (Волгоград) за содействие и помощь в проведении полевых исследований.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00538).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бузунова И. О. Роза, Шиповник — *Rosa* L. / Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб., 2001. С. 329—361.

Бузунова И. О., Камелин Р. В. Виды рода *Rosa* L. (*Rosaceae*) секции *Cinnamomeae* DC. во флоре Кавказа // Новости систематики высших растений. СПб., 2004. Т. 36. С. 112—122.

Бузунова И. О., Фирсов Г. А., Гришин С. С. Виды рода *Rosa* (*Rosaceae*) в низовьях реки Хопёр // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 52—55.

Сукачев В. Н. О местном викаризме у *Rosa cinnamomea* s. l. // Изв. Главн. бот. сада СССР. 1927. Т. 26. Вып. 2. С. 97—111.

Цвелёв Н. Н. Флора Хоперского государственного заповедника. Л., 1988. 191 с.

Шанцер И. А. Эффективность опыления и семенного размножения в природной популяции коричного шиповника (*Rosa majalis* Herrm. s. l.) // Бюл. Главн. бот. сада. 2006. Вып. 192. С. 88—94.

Шанцер И. А., Клинкова Г. Ю. Анализ морфологической изменчивости *Rosa majalis* Herrm. в европейской части России. // Бюл. Главн. бот. сада. 2000. Вып. 180. С. 53—71.

Blackburn K. B., Harrison J. W. H. The status of the British rose forms as determined by their cytological behaviour // Ann. Bot. 1921. Vol. 35. P. 159—188.

Buntjer J. B. Cross Checker: computer assisted scoring of genetic AFLP data // Plant & Animal Genome, VIII Conf. San Diego, CA, January 9—12, 2000.
(http://wheat.pw.usda.gov/jag/papers99/paper599/indexp599.html)

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. N 1, 4. 9 p.
(http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)

Jičinská D. Diversity of pollination in some *Rosa* species // Preslia. 1975. Vol. 47. P. 267—274.

Jičinská D. Autogamy in various species of the genus *Rosa* // Preslia. 1976. Vol. 48. P. 225—229.

Klášterská I., Natarajan A. T. Cytological studies of the genus *Rosa* with special reference to the section *Caninae* // Hereditas. 1974a. Vol. 76. P. 97—108.

Klášterská I., Natarajan A. T. The role of the diffuse stage in the cytological problems of meiosis in *Rosa* // Hereditas. 1974b. Vol. 76. P. 109—116.

Meyer C. A. Über die Zimmtrosen, insbesondere über die in Russland wildwachsenden Arten derselben // Mém. Acad. Sci. Pétersb. VI ser., Sci. nat. 1847. T. 6. P. 1—39. (Отд. оттиск).

Ritz C. M., Wissemann V. Male correlated non-matroclinal character inheritance in reciprocal hybrids of *Rosa* section *Caninae* DC. (*Rosaceae*) // Plant Syst. Evol. 2003. Vol. 241. P. 213—221.

Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol. 1987. Vol. 4. P. 406—425.

Schanzer I. A., Vagina A. V. ISSR (Inter Simple Sequence Repeat) markers reveal natural intersectional hybridization in wild roses (*Rosa* L., sect. *Caninae* DC. and sect. *Cinnamomeae* DC.) // Wulfenia. 2007. Vol. 14. P. 1—14.

Täckholm G. On the cytology of the genus *Rosa*. A preliminary note // Svensk Bot. Tidskr. 1920. Vol. 14. P. 300—311.

Täckholm G. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa* // Acta Horti Bergiani. 1922. Bd 7. S. 97—381.

SUMMARY

Rosa majalis s. l. is widely distributed in Eurasia, being usually subdivided in E Europe into four narrowly treated species, *R. majalis* s. str., *R. glabrifolia*, *R. gorinkensis*, and *R. pratorum*. These species are mostly differentiated by characters of presence / absence of hairs and glands on lower leaf surface. To test their status we have analysed samples from three large mixed populations from Moscow Region (M population) and Volgograd Region (S and V populations) of Russia. All the four species occur there simultaneously in different combinations. Twenty five qualitative and quantitative morphological characters and 175 ISSR (Inter Simple Sequence Repeat) markers were analysed separately using non-metric multidimensional scaling and neighbor-joining methods. The results suggest that *R. majalis* s. str., *R. gorinkensis*, and *R. glabrifolia* can be distinguished on morphological grounds by 6 characters of leaf pubescence and glands presence only. All the other morphological characters of leaf shape and dentation, fruit shape, pedicel and sepal glandulous hairiness, etc. do not correlate with them and are useless to discriminate between these taxa. Moreover, we failed finding any correlation between the types of leaf pubescence and genomic variation of ISSR bands. On the contrary, ISSR band distributions suggest the existence of the three populations studied as separate geographical entities, thus implying treating of *R. majalis* as a single polymorphic species. *R. gorinkensis*, *R. glabrifolia*, and *R. pratorum* are to be reduced to its synonyms. The hypothesis of a hybrid (*R. majalis* × *R. villosa*) origin of *R. gorinkensis* (Tzvelev, 1988) possessing glands on the lower leaf surface is not supported either.

УДК 581.9 : 582.475.2 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 11

© **Е. Б. Поспелова,[1] С. Э. Панкевич,[1] И. Н. Поспелов[1, 2]**

О ПРОИЗРАСТАНИИ *PICEA OBOVATA* (*PINACEAE*) В БАССЕЙНЕ РЕКИ КОТУЙ (СЕВЕРО-ВОСТОК СРЕДНЕСИБИРСКОГО ПЛОСКОГОРЬЯ)

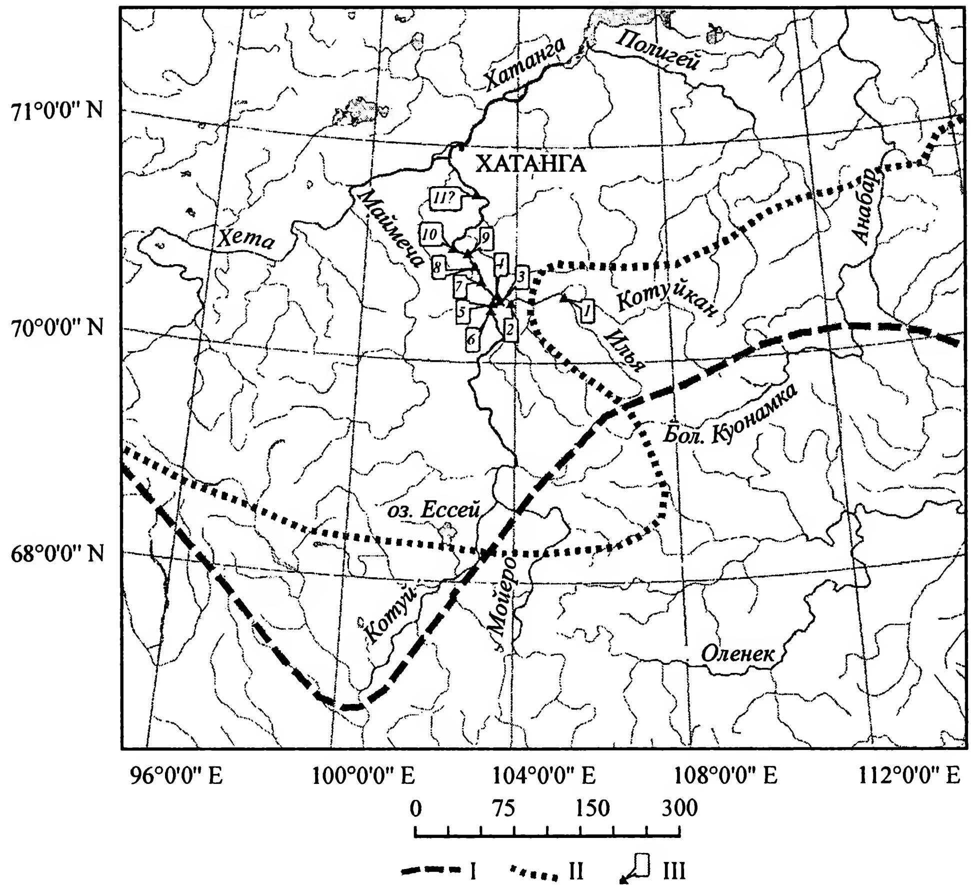
E. B. POSPELOVA, S. E. PANKEVICZ, I. N. POSPELOV.
ON THE DISTRIBUTION OF *PICEA OBOVATA* (*PINACEAE*) IN THE KOTUY RIVER BASIN (NORTH-EASTERN CENTRAL SIBERIAN PLATEAU)

[1] Государственный природный биосферный заповедник «Таймырский»
647460 с/пос. Хатанга, Красноярский край, ул. Советская, 18
E-mail: parnassia@mail.ru
[2] Институт проблем экологии и эволюции РАН
119071 Москва, Ленинский проспект, 33
E-mail: taimyr@orc.ru
Поступила 21.02.2008

Приводятся сведения о произрастании ели сибирской в малоисследованном районе Анабарского плато в среднем и нижнем течении р. Котуйкан и нижнем течении р. Котуй. Уточнен ареал вида на северном пределе его распространения в Средней Сибири.

Ключевые слова: ель сибирская, ареалы древесных пород.

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) — одна из основных лесообразующих пород Сибири и севера европейской части России, где она продвигается до границы леса, образуя наиболее северные лесные массивы в лесотундре. По имеющимся в литературе сведениям, в сибирской Арктике она распространена до Енисея, а к востоку от этой реки северная граница ее распространения резко уходит на юг (Толмачев, 1960). На плато Путорана ель указана только для юго-запада, наиболее восточные точки — верховья р. Тембенчи и оз. Някшингда (Флора Путорана, 1976). Здесь ель согосподствует с лиственницей в верхней части лесного пояса (400—500 м над ур. м.), что соответствует высотам с благоприятными температурными инверсиями в условиях повышения континентальности климата (Куваев, 1980). В расположенной восточнее высокогорной части плато (верховья р. Котуй в районе озер Харпича, Дюпкун, Чирингда и др.) ель отсутствует (Мироненко и др., 1971). В монографической работе Е. Г. Боброва (1978) приведена карта распространения *P. obovata*, на которой также она не указана для всей восточной части бассейна рек Котуй и Хатанги. В более поздних работах (Коропачинский,1983; Коропачинский, Встовская, 2002) приведена карта ареала ели сибирской, на кото-



Граница распространения ели сибирской I — по: Бобров, 1978, II — по: Коропачинский, 1983, III — Участки произрастания ели сибирской по рекам Котуйкан и Котуй (данные 2007 г.).

1 — р. Илья, 4 км выше устья; *2* — низовья р. Котуйкан, ниже устья р. Сона-Юрях (опросные данные); *3* — р. Котуйкан, правый берег, 9 км выше устья; *4* — р. Котуйкан, правый берег, 1—2 км выше устья; *5* — р. Котуй, правый берег, 10 км выше устья р. Котуйкан; *6* — р. Котуй, правый берег, 18 км выше устья р. Котуйкан; *7* — р. Котуй, устье руч. Урюнг-Тас-Юрях; *8* — р. Котуй, 1-я терраса, заброшенная геологическая база напротив устья р. Кындын; *9* — р. Котуй, южная часть урочища Кысыл-Хая, правый берег; *10* — р. Котуй, левый берег, устье р. Потокай; *11*? — р. Котуй, урочище «Капкан», ниже пос. Каяк (опросные данные).

рой он захватывает также верховья р. Анабар и на широте 70° выдвигается на запад по р. Котуйкан почти до р. Котуй (примерно до устья р. Илья), но вдоль самого Котуя ель не указана (см. рисунок). Ботаниками этот район практически не исследован, и сведения о его флоре и растительности в литературе отсутствуют; имеются данные только по территориально довольно близкому району северо-западной Якутии, бассейна р. Далдын (Сочава, 1957; Лукичева, 1963). Следует отметить, что растительность этого района, судя по ее описанию в этих работах, очень близка к району севера и запада Анабарского массива, обследованному нами.

В ходе флористического исследования северной части бассейна р. Котуй, включая север Анабарского плато, проводившегося в 2007 г., нами было обнаружено несколько местонахождений ели сибирской, причем как отдельных деревьев, так и довольно густых ее насаждений. Нами были обследованы долина р. Котуйкан и прилегающие к ней участки от ее среднего течения в пределах Анабарского щита (среднее течение р. Вюрбюр) до впадения в р. Котуй, далее долина и прилегающие склоны р. Котуй от участка, расположенного в 20 км выше устья р. Котуйкан, крупного правого притока р. Котуй, до ее низовий. Можно сказать, что в низовьях р. Котуйкан, а также в среднем и отчасти нижнем течении р. Котуй ель встречается довольно постоянно, хотя относительно густые насаждения образует только на очень небольших площадях. Все точки, где ель была встречена в ходе маршрута или указана респондентами в ходе опроса, обозначены на рисунке.

Вдоль р. Котуйкан на кислых породах архейского возраста, слагающих Анабарский щит, ель не встречена нигде (хотя на цитируемой карте И. Ю. Коропачинского этот участок находится в границах ареала) вплоть до устья р. Илья, где коренные породы уже представлены преимущественно известняками. Здесь, на правом берегу этой реки, в нижнем течении впервые за время маршрута было обнаружено несколько деревьев ели, причем одно из них имело высоту более 15 м и диаметр ствола у основания около 50 см; все деревья успешно плодоносили, отмечено семенное возобновление — несколько экземпляров молодых елочек. Ели растут на крутом склоне к реке юго-западной экспозиции, среди довольно густого лиственничного (*Larix gmelinii*) насаждения, с подлеском из ольховника, ерников (*Betula exilis, B. fruticosa*), реже можжевельника (*Juniperus sibirica*); в нижнем ярусе наиболее обильны *Arctous alpina, Ledum palustre*, почти сплошной покров образуют зеленые мхи. Почвы маломощны, местами имеются выходы голого щебня. Выше по склону встречаются фрагменты остепненных травяных группировок.

Ниже по течению р. Котуйкан ели в долине реки мы не отмечали, хотя по сведениям геологов, единичные деревья на крутом склоне правого берега иногда встречаются. Но в низовьях этой реки группы елей постоянно попадаются на инсолированных склонах, преимущественно крутых и каменистых, как правило, в их верхней трети. Массовое распространение ели по р. Котуйкан начинается от 1-го снизу порога на ней, в 9.5 км от устья. Здесь довольно многочисленные группы деревьев отмечены на каменистом склоне южной экспозиции, сложенном известняками нижнекембрийского возраста. Полосы елей 10—15 м выс. спускаются от вершины склона почти до долины реки, чередуясь с остепненными лужайками (*Poa glauca, Ptilagrostis mongholica, Pulsatilla flavescens, Thesium refractum, Phlojodicarpus villosus*), местами закустаренными *Betula fruticosa* и *Juniperus sibirica*. Под самими деревьями развит моховой покров с примесью лишайников. Далее до самого устья реки отдельные деревья ели или их небольшие группы постоянно присутствуют в верхней части склона крутого и скалистого правого берега, среди моховых и лишайниково-моховых лиственничников.

По придолинным склонам р. Котуй, сложенным известняками, выше устья р. Котуйкан, группы ели от 3—5 деревьев до довольно многочисленных насаждений встречены нами на протяжении первых 15—20 км вверх по реке, чаще по правому берегу. Одно из наиболее многочисленных насаждений обследовано в 15 км выше устья р. Котуйкан, в средней части крутого склона западной экспозиции, под отвесными скалами. Древостой составлен елью с небольшой примесью лиственницы, в подлеске редкий кустарник (в основном *Salix jenisseensis*), ниже — рассеянные кустики можжевельника и голубики. Поверхность частично представляет собой голый известняковый щебень, местами с куртинами злаков и разнотравья (*Limnas malyschevii*, *Dendranthema mongolicum, Artemisia sericea, Astragalus alpinus*), на менее крутых участках склона и на его уступах развит моховой покров, здесь также обычны куртины дриады, голубики, более обилен можжевельник, образующий иногда густые заросли, *Rhododendron adamsii*, *Betula fruticosa*. Насаждение разновозрастное: помимо взрослых деревьев много молодых, довольно много подроста, на многих деревьях обильны шишки.

Ниже устья р. Котуйкан ель становится более редкой, но отдельные деревья попадаются. Так, несколько елей было встречено напротив устья р. Кындын, по правому берегу, в нижней части склона, среди ольхово-мохового лиственничника, а также на уступах скал урочища Кысыл-Хая, в 16 км ниже устья Кындына, также по правому берегу, на склоне западной экспозиции, сложенном известняками протерозойского возраста. Несколько молодых елей отмечено на террасах р. Котуя. На крутых склонах здесь встречаются отдельные деревья, на уступах в нижней части — небольшие группы елей, местами с подлеском из *Betula fruticosa*, с *Carex alba* и другими ксерофильными граминоидами в травяном ярусе, отмечено семенное возобновление, а также вегетативная поросль из ветвей упавших деревьев.

Наиболее северное обследованное нами местонахождение — группа деревьев ели в устье р. Потокай (71°02′ с. ш., 102°19′ в. д.), по левому берегу р. Котуй, на низкой террасе. Здесь ели вкраплены в моховой лиственничник, с довольно высокими кустами *Salix jenisseensis* и *S. pyrolifolia*; деревья 5—6 (до 14) м выс. угнетены, поскольку идет интенсивное заболачивание участка, но шишки имеются почти на всех; тем не менее возобновления почти нет. Севернее мы ели не видели, хотя по сведениям местных жителей, она единично встречается по высоким берегам р. Котуй в районе так называемой «трубы Котуя», ниже пос. Каяк, где река прорезает коренные трапповые породы и берега ее скальные (примерно 71°33′ с. ш.).

Исходя из проведенных наблюдений, можно предположить, что на востоке плато Путорана и прилегающих участков бассейна р. Котуй (Котуйское плато по Ю. П. Пармузину, 1964) ель сибирская встречается довольно регулярно, и северная граница ее распространения на участке между реками Енисей и Лена проходит иначе, чем указывается в литературных источниках. По всей видимости, вдоль р. Котуй она поднимается от устья р. Мойеро (северный предел согласно цитируемым картам) до выхода его долины из гор. На кислых породах Анабарского щита, по нашим наблюдениям, она отсутствует, появляясь лишь на карбонатных породах нижнекембрийского возраста ниже устья р. Илья. Как правило, здесь наиболее (относительно) густые насаждения она образует в верхней части инсолированных склонов юго-западных и западных экспозиций. Явное предпочтение известняковых субстратов, которое ель обнаруживает в обследованном районе, согласуется с данными по бассейну р. Далдын, расположенному к юго-востоку от бассейна р. Котуйкан (Сочава, 1957; Лукичева, 1963). Там елово-лиственничные леса приурочены не только к речным террасам, но и к карбонатным породам на междуречьях, причем позиции ели усиливаются именно там, где эти породы лежат в непосредственной близости к дневной поверхности. Приведенное А. Н. Лукичевой (1963 : 103) описание лишайниково-кустарничкового елово-лиственничного леса с *Juniperus sibirica* во многом сходно с встреченным нами фрагментом лиственнично-елового леса на склоне к р. Котуй (№ 6 на рисунке), но у нас ниже сомкнутость древостоя и выше участие мхов в напочвенном покрове. Но все единичные группы деревьев, встреченные в долине — устье р. Кындын, р. Потокай, местами по низким террасам р. Котуй (№ № 7,8,10 на рисунке), скорее всего, имеют реликтовый характер. В. Б. Сочава (1957) считает ель на севере Среднесибирского плато реликтом доледникового времени, когда темнохвойная тайга была широко распространена на его территории, сохранившимся в условиях сурового климата на карбонатных породах, по-видимому, в силу их более высокой теплопроводности и хорошей прогреваемости, особенно на склонах благоприятных экспозиций. На некарбонатных породах ее восстановлению препятствуют, в частности, частые лесные пожары, после которых территория заселяется более быстрорастущей лиственницей (Лукичева, 1963). Возможно, что отсутствие ели на юге плато Путорана можно объяснить именно отсутствием там карбонатных пород на фоне усиления континентальности климата.

Мы предполагаем, что ель распространилась (и, скорее всего, продолжает распространяться) по долинам текущих с юга рек (Илья, Котуй, скорее всего она есть и по долине р. Джогджо, не обследованной нами), но везде приурочена к придолинным склонам и вряд ли выходит на высокие водоразделы. Произрастание ее на территории самого Анабарского щита под большим вопросом, достоверных находок ее там не имеется. К тому же и южнее, на Оленекско-Вилюйском плато, на некарбонатных породах, ель не образует густых скоплений, а на траппах не встречается вообще (Лукичева, 1963). По всей видимости, в районе Анабарского массива северная граница распространения ели должна проводиться несколько южнее, чем на цитированных картах (Коропачинский, 1983; Коропачинский, Встовская, 2002), примерно по долине р. Бол. Куонамки, до зоны выхода на поверхность архейских пород, но в то же время и западнее, захватывая долину и придолинные склоны р. Котуй по крайней мере до 71° с. ш.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 188 с.

Коропачинский И. Ю. Древесные породы Сибири. Новосибирск, 1983. 384 с.

Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск, 2002. 707 с.

Куваев В. Б. Высотное распределение растений в горах Путорана. Л., 1980. 262 с.

Лукичева А. Н. Растительность северо-запада Якутии и ее связь с геологическим строением местности. М.; Л., 1963. 168 с.

Мироненко О. Н., Петровский В. В., Юрцев Б. А. К познанию флоры центральной части плато Путорана (Среднесибирское плоскогорье) // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 7. С. 982—988.

Пармузин Ю. П. Средняя Сибирь. Очерк природы. М., 1964. 309 с.

Сочава В. Б. Тайга на северо-востоке Среднесибирского плоскогорья // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 9. С. 1408—1415.

Толмачев А. И. Арктическая Флора СССР. Т. 1. Семейства *Polypodiaceae—Butomaceae.* М.; Л., 1960. 102 с.

Флора Путорана (материалы к познанию особенностей состава и генезиса горных субарктических флор Сибири). Новосибирск, 1976. 245 с.

SUMMARY

Data are presented on the occurrence of *Picea obovata* in the less explored area of Anabar Plateau in the middle and lower course of the Kotuykan River and the lower Kotuy River. The data allow to improve the species range at the northern limit of its distribution in the Central Siberia.

УДК (561.635.1) : 551.781.43 (574.42) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 11

© А. Л. Аверьянова

О ПЕРВОЙ НАХОДКЕ *ZELKOVA TAKAHASHII* (*ULMACEAE*) В ЭОЦЕНЕ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

A. L. AVERYANOVA. ON THE FIRST FINDING OF *ZELKOVA TAKAHASHII* (*ULMACEAE*) IN THE EOCENE OF CENTRAL ASIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail binadmin@OK3277.spb.edu
Поступила 10.12.2007
Окончательный вариант получен 23.04.2008

Восстановлен вид *Zelkova takahashii* (*Ulmaceae*), который ранее был включен в *Z. kushiroensis* s. l.; его находка во «флоре болотного носорога» горы Киин-Кериш Зайсанской впадины (Восточный Казахстан) стала первой для Центральной Азии. Приведено описание и изображение *Z. takahashii*, а также сравнение с ископаемым и современными близкими видами.

Ключевые слова: *Zelkova*, эоцен, Казахстан, Зайсанская впадина, палеоботаника.

Род *Zelkova* Spach, распространенный в составе третичных теплоумеренных и субтропических флор начиная с палеоцена в Азии, а с олигоцена — в Европе и на западе США, в настоящее время представлен 6 реликтовыми видами, из которых 3 произрастают в Японии и Китае, 1 — в Закавказье и северном Иране, а 2 — в Восточном Средиземноморье. *Zelkova* характеризуется диморфизмом листьев — на генеративных побегах они мельче, имеют меньшее число вторичных жилок и часто отличаются по форме от таковых на вегетативных побегах.

В 1954 г. S. Oishi и K. Huzioka описали из верхнего эоцена угольного поля Куширо на о-ве Хоккайдо *Zelkova tibae* Oishi et Huz., *Z. takahashi* Oishi et Huz. и *Z. kushiroensis* Oishi et Huz. Первые два вида очень сходны между собой и заметно отличаются от последнего меньшим количеством вторичных жилок, наличием крупных округлых зубцов и закругленной неоттянутой верхушкой, а *Z. takahashii* имеет более крупные зубцы без острия на вершине (Oishi, Huzioka, l.c., Pl. 15, fig. 8). Последнее отличие нельзя объяснить вышеупомянутым диморфизмом листьев, так как в пределах одного вида листья на разных побегах могут различаться размерами и формой, сохраняя при этом сходство по форме верхушки. Несмотря на это, T. Tanai (1970) объединил все три вида в одну полиморфную *Z. kushiroensis* s. l., вследствие чего к ней относили находки, характеризующиеся самой разной формой зубцов и верхушки, и различным числом вторичных жилок.

Нам представляется целесообразным восстановление вида *Z. takahashii*. К нему мы относим листья с крупными широкими округлыми зубцами, хотя бы на части листовой пластинки, вторичными жилками в числе 6—7 пар и неоттянутой верхушкой, оканчивающейся зубцом, по размеру почти не отличающимся от остальных. В ходе исследования позднеэоценовой флоры Зайсанской впадины Восточного Казахстана этот вид был определен нами в коллекции «флора болотного носорога» из горы Киин-Кериш. Мы полагаем, что к нему же относятся и листья с округлыми зубцами из более молодой позднеэоценовой «флоры Василенко» горы Киин-Кериш. Ниже дается детальное описание вида.

Сем. *ULMACEAE*

Zelkova takahashii Oishi et Huzioka

Табл. I, *1—6*, II, *1—5*, рис. 1, *1—5*

Z. takahashii Oishi et Huzioka, 1954, Japan. J. Geol. Geogr. 24 : 136, Pl. 16, fig. 7—11. — *Z. kushiroensis* auct. non Oishi et Huz., Кодрул, 1999, Фитостратигр. палеогена Южного Сахалина, табл. 3, фиг. 5; Аблаев, 2000, Биостратигр. палеог. побережья юга Приморья : 31, табл. 4, фиг. 5, табл. 5, фиг. 5—6; Павлюткин, 2007, Эоцен. усть-давыдовская фл. юга Приморья : 53, табл. 6, фиг. 4, табл. 7, фиг. 1. —

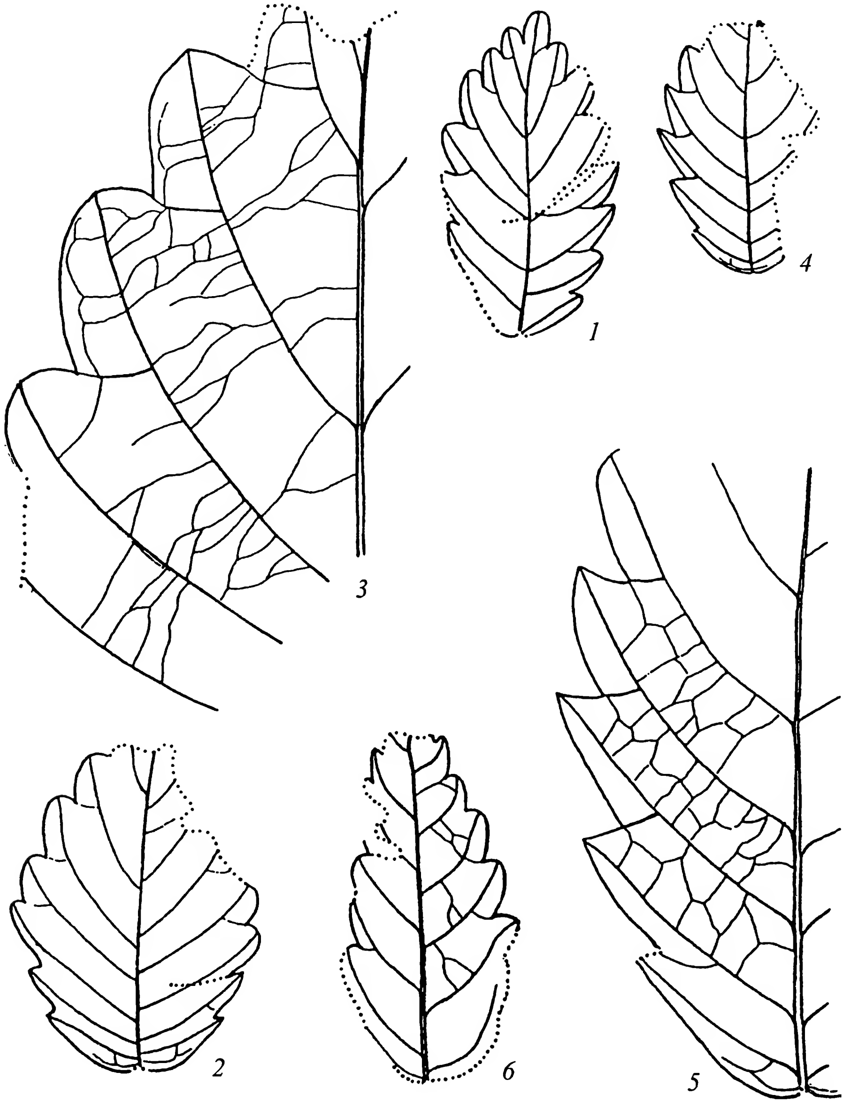


Рис. 1. *Zelkova takahashii*, верхний эоцен, гора Киин-Кериш, «флора болотного носорога» (ориг.).
1 — отп. 44, кол. 998а; *2* — отп. 41, кол. 998; *3* — то же, ×3; *4* — отп. 61, кол. 998Б; *5* — то же, ×3; *6* — отп. 106, кол. 998Б.

Z. zelkovifolia (Ung.) auct. non Bůžek et Kotlaba, Ильинская, 1963, Палеоботаника, вып. IV : 170, табл. 8, фиг. 11, табл. 9, фиг. 3—5.

Голотип: средний-верхний эоцен (по: Tanai, 1990), Sorachi-gun (Хоккайдо, Япония), Oishi, Huzioka, 1954, l.c., Pl. XV, fig. 8.

Листья 3—5.5 см дл. и 2.5—3.3 см шир. (кроме того, обнаружено два мелких листа 1.2—1.5 см дл., 0.7—1 см шир.), эллиптические (табл. I, *1*, рис. 1, *1*), широкоэллиптические (табл. I, *3*, рис. 1, *2*), реже узкояйцевидные (табл. II, *5*, рис. 1, *6*). Основание округлое или округло-слабосердцевидное. Верхушка закругленная, с тупым кончиком (табл. I, *2*), а на одном листе постепенно сужающаяся (табл. II, *5*), кончик у него не сохранился. Край крупнозубчатый; зубцы начинаются на расстоянии 0.6—1.5 см от основания, по количеству соответствуют числу вторичных жилок, как исключение встречается дихотомия вторичных жилок и в этом случае на одну жилку приходится два зубца (табл. I, *1*, рис. 1, *1*), вершина тупая у всех (табл. I, *1, 4*, рис. 1, *5, 6*) или хотя бы части зубцов (табл. I, *3*; II, *1*, рис. 1, *2, 4*). Базальная сторона зубцов выпуклая или округлая, апикальная округлая, реже прямая или вогнутая. Выемки между зубцами острые, могут различаться по глубине даже в пределах одного листа. Главная жилка прямая, иногда слегка дуговидно изогнутая, до 0.6 мм толщ. в основании, к верхушке в 2—3 раза истончается. Вторичные жилки в числе 6—7 на одной стороне, очередные, попарно сближенные или супротивные, краспедодромные, в основании листа прямые или слегка дуговидные, сближенные, отходят от главной под углом 60—80°, в верхней части листа они дуговидные и отходят под 25—60° через интервал 4—6 мм. На одном отпечатке (рис. 1) одна вторичная жилка дихотомирует в 2 мм от главной. Единственная вставочная жилка имеется на отпечатке 106/998Б (табл. II, *5*, рис. 1, *6*). В дно выемки входит прямое или слегка дуговидное ответвление, отходящее от вторичной жилки вблизи края листа под углом около 70° (табл. I, *5, 6*; II, *2, 3*). Третичные жилки тонкие, слегка извилистые или почти прямые, реже вильчато ветвящиеся, отходят косо или перпендикулярно от вторичных (рис. 1, *3, 5*). Жилки четвертого порядка местами перпендикулярны третичным, а местами образуют крупные, чаще 4—5-угольные ячейки (табл. II, *3*).

Исследованные экземпляры: гора Киин-Кериш, «флора болотного носорога», кол. 998, отп. 41а, кол. 998а, отп. 44а, 103Аг, кол. 998Б, отп. 55а, 61ж, 69, 83з, 106, 137е. Кроме того, к виду, вероятно, относятся следующие отпечатки: гора Киин-Кериш, «флора Василенко», кол. 449, отп. 3е, 12е, 15в, 60Аб, 69г, 73, 84, 105, 106.

Z. kushiroensis s. l. известна из конца раннего—начала позднего палеоцена южного Сахалина (бошняковская свита, камская флора: Кодрул, 1999), эоцена Приморья (Смоляниновский угольный карьер: Аблаев, 1996), среднего эоцена Приморья (Угловская впадина, болотнинская флора: Аблаев, 2000) и южного Сахалина (снежинкинская свита, средняя подсвита, среднеснежинкинская флора: Кодрул, 1999), и верхнего эоцена Приморья (усть-давыдовская свита, флора п-ова Речного: Павлюткин, 2007), кроме того, указывается Б. И. Павлюткиным (2007) для палеогена Кореи.

Из этих находок к *Z. takahashii* относятся листья из среднеэоценовой болотнинской флоры (Приморье: Аблаев, 2000, табл. 4, фиг. 5, табл. 5, фиг. 5, 6) и верхнеэоценовой флоры п-ова Речного (Приморье: Павлюткин, 2007, табл. 6, фиг. 4, табл. 7, фиг. 1), а также, вероятно, лист из среднеэоценовой среднеснежинкинской флоры (южный Сахалин: Кодрул, 1999, табл. 3, фиг. 5). Мы полагаем, что к этому же виду относятся и листья с округлыми зубцами из позднеэоценовой «флоры Василенко» горы Киин-Кериш, определенные как *Z. zelkovifolia* (Ильинская, 1963).

T. Tanai (1970), а позже А. Г. Аблаев (2000; Тащи и др., 1996) сближали *Z. kushiroensis* s. l. с *Z. zelkovifolia* (Ung.) Bůžek et Kotlaba. В изученных нами коллекциях обнаружен лист (табл. II, *2*), имеющий один сохранившийся зубец с округлой вершиной, характерный для *Z. takahashii,* тогда как остальные зубцы у него острые, с почти прямой апикальной стороной, обычные для *Z. zelkovifolia*. Наличие хотя бы на части листа округлых тупых зубцов без острия на конце является основным диагностическим признаком *Z. takahashii*. Кроме того, этот вид отличается от большей части листьев *Z. zelkovifolia* округлой верхушкой, бóльшим углом отхождения вторичных жилок и их сближенностью при основании листа, а также более широким, часто слегка сердцевидным основанием, однако эти признаки могут перекрываться.

Z. zelkovifolia известна в Европе с раннего олигоцена по плиоцен (Schenk, 1890), в Азии — с олигоцена по плиоцен (в Зайсанской впадине — с олигоцена по миоцен (Ильинская, 1986)). Однако в классической флоре г. Ашутас (Грубов, Ярмоленко, цит. по: Криштофович и др., 1956) к ней ошибочно отнесены отпечатки листьев *Ulmus carpinoides* Goepp. (Ильинская, 1963).

Для установления близких к *Z. takahashii* современных видов мы детально изучили гербарий из коллекций Ботанического института им. В. Л. Комарова БИН РАН по роду *Zelkova*, а также изображения из работ Y.-F. Wang с соавт. (2001) и T. Denk, G. Grimm (2005). Ископаемые листья проявляют наибольшее сходство с двумя современными видами, которые характеризуются округлой верхушкой листа и крупными, обычно тупыми зубцами — *Z. sicula* Di Pasquale, Garfi et Quezel из Сицилии (Denk, Grimm, 2005, fig. 5, A, D) и *Z. abelicea* (Lam.) Boissier (рис. 2, *1, 2* и Denk, Grimm, 2005, fig. 5, N) с о-ва Крит. Из них *Z. sicula* отличается от ископаемого нередко дивергирующей нижней парой вторичных жилок, а *Z. abelicea* — частым присутствием вставочных жилок, большей близостью к главной жилке ответвлений, идущих в выемки, и иным характером третичного жилкования. Оба эти вида очень близки друг к другу (Denk, Grimm, 2005). Сходство имеется и с некоторыми листьями *Z. carpinifolia* (Pall.) C. Koch (рис. 2, *3—5*), распространенной в Закавказье и в северном Иране. Ее листья характеризуются наибольшей шириной в средней части, а их верхушка обычно заканчивается крупным зубцом и никогда не бывает оттянутой; в отличие от *Z. takahashii* у них нередко более узкое основание, меньший угол отхождения вторичных жилок и чаще острые зубцы. T. Tanai (1970) сближал *Z. kushiroensis* s. l. с *Z. serrata* Makino (табл. III, *6*), распространенной в Японии, Китае и Корее; она имеет сходный с *Z. takahashii* угол отхождения вторичных жилок, сближенных в основании листа, но отличается острой, чаще оттянутой верхушкой, присутствием острия на зубце, а также большого количества вторичных жилок у листьев вегетативных побегов.

Z. takahashii впервые обнаружена за пределами Дальнего Востока. Эта находка отодвигает границу распространения вида в позднем эоцене почти на 4 тыс. км к западу.

Еще 4 из изученных нами видов связывают позднеэоценовую флору Зайсанской впадины с близкими по возрасту дальневосточными флорами. Это *Ulmus schischkinii* Iljinskaja, *Broussonetia neuburgiae* (Iljinskaja) Iljinskaja et Averyanova, *Hamamelis* cf. *ochotensis* Cheleb. и *Alnus tarbagataica* Iljinskaja et Averyanova. Из них первые два являются характерными видами поздеэоценовой флоры впадины. *Ulmus schischkinii* близок к *U. krilionensis* Kodrul, описанному из среднего эоцена Красноярки (Южный Сахалин) (Кодрул, 1999), а также в меньшей степени к *Ulmus furcinervis* (Borsuk) Ablajev, описанному из раннего палеоцена Соболевки (Дальний

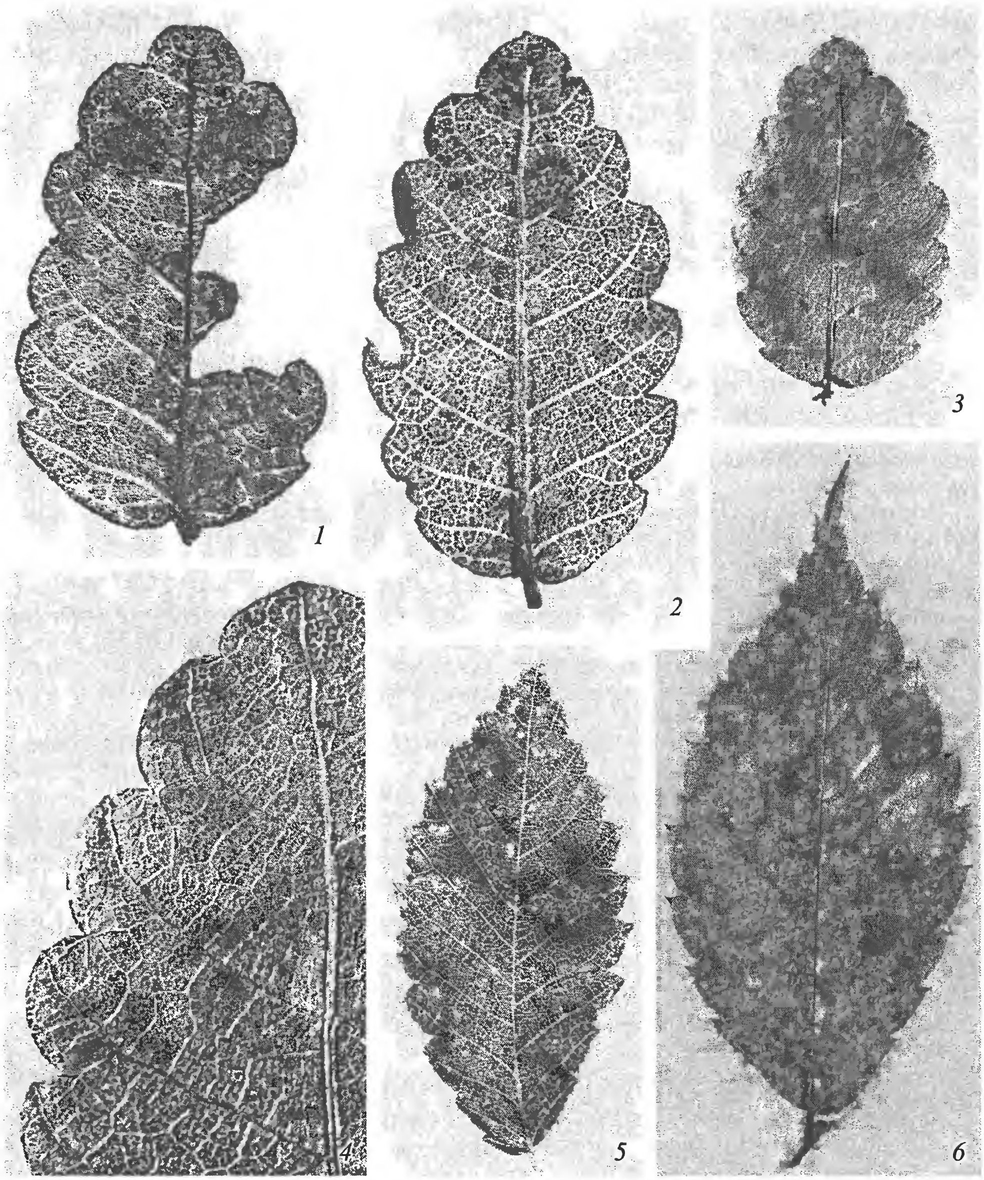


Рис. 2. Листья современных *Zelkova abelicea* (*1*, *2*), *Z. carpinifolia* (*3—5*) и *Z. serrata* (*6*).

1, *2* — Creta, Omalo, Juni 1846, Holvreich (LE), ×3; *3* — Закавказье, Талыш, 26 VI 1971, И. Грудзинская (LE); *4* — то же, ×3; *5* — Закавказье, Ленкоранский р-н, 11 VII 1936, М. Курлюшкин (LE); *6* — Japonia, 1867, № 33, Tanava et Yent (LE).

Восток) и обнаруженному также в дании Приамурья (Камаева, 1990) и Камчатки (Челебаева, 1997). *Broussonetia neuburgiae* очень сходна с «*Hibiscus*» *rajczichensis* Fedotov из среднего-позднего эоцена Райчихи Амурской обл.; некоторое сходство имеется с *B. kamtschatica* (Fotjan.) Budants. et Fotjan. из позднего эоцена Западной Камчатки. 2 других вида представлены единичными отпечатками. *Hamamelis* cf. *ochotensis* Cheleb. близок к среднеэоценовому камчатскому *H. ochotensis* (Челебаева, 1991) и к *H. miomollis* Hu et Chaney, описанному из миоцена Шантунга Северо-Восточного Китая (Hu, Chaney, 1940) и известному также из нижнего миоцена Сахалина (Фотьянова, 1988). *Alnus tarbagataica* сближается с *A. ezoensis* Tanai и *A. subezoensis* Tanai из эоцена Сахалина и Японии (Кодрул, 1999).

Благодарности

Выражаю благодарность И. А. Ильинской за внимание и ценные консультации во время проведения данного исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г. Биостратиграфия палеогена побережья юга Приморья. Владивосток, 2000. 117 с.

Ильинская И. А. Ископаемая флора горы Киин-Кериш Зайсанского бассейна. Ч. 2 // Тр. БИН АН СССР. Палеоботаника. 1963. Сер. 8. Вып. 4. С. 146—187.

Ильинская И. А. Изменение флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 84—112.

Камаева А. М. Стратиграфия и флора пограничных отложений мела и палеогена Зейско-Буреинской впадины. Хабаровск, 1990. 66 с.

Кодрул Т. М. Фитостратиграфия палеогена Южного Сахалина // Тр. ГИН РАН. 1999. Вып. 519. М., 150 с.

Криштофович А. Н., Палибин И. В., Шапаренко К. К. и др. Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1956. Сер. 8. Вып. 1. 180 с.

Павлюткин Б. И. Эоценовая усть-давыдовская флора юга Приморья. Владивосток, 2007. 148 с.

Тащи С. М., Аблаев А. Г., Мельников Н. Г. Кайнозойский басейн Западного Приморья и сопредельных территорий Китая и Кореи. Владивосток, 1996. 168 с.

Фотьянова Л. И. Флора Дальнего Востока на рубеже палеогена и неогена (на примере Сахалина и Камчатки). М., 1988. 190 с.

Челебаева А. И. Описание растений // Эоцен Западной Камчатки. М., 1991. С. 76—119.

Челебаева А. И. Флора нижнего палеогена Западной Камчатки // Тр. ГИН РАН. 1997. Вып. 488. Нижний палеоген Западной Камчатки. С. 83—105.

Denk T., Grimm G. Phylogeny and biogeography of *Zelkova* (*Ulmaceae* sensu lato) as inferred from leaf morphology, ITS sequence data and the fossil record // Bot. J. Linn. Soc. 2005. Vol. 147. P. 129—157.

Hu H. H., Chaney R. W. A Miocene flora from Shantung province, China. Washington, 1940. 147 p.

Oishi S., Huzioka K. VIII. Tertiary Ulmaceae from Hokkaido and Karahuto (Saghalien) // Japan. J. Geol. Geogr. 1954. Vol. 24. P. 121—144.

Schenk A. Handbuch der Palaeontologie. Abt. II. München; Leipzig, 1890. 958 S.

Tanai T. The oligocene floras from the Kushiro coal field, Hokkaido, Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. IV. 1970. Vol. 14. N 4. P. 383—514.

Wang Y.-F., Ferguson D. K., Zetter R. et al. Leaf architecture and epidermal characters in *Zelkova*, Ulmaceae // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 136. P. 255—165.

SUMMARY

Zelkova takahashii (*Ulmaceae*) is reestablished from *Z. kushiroensis* s. l. Its finding in the «bolotny nosorog» flora of Kiin-Kerish mountain (Zaisan depression, Eastern Kazakhstan) was the first one for Central Asia. The description and the illustrations of *Z. takahashii*, and the comparison with fossil and extant species are given.

УДК 574.3 : 502.7 : 582.736 (470.53) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 11

© С. В. Баландин,[1] И. В. Ладыгин[2]

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ УЗКОЛОКАЛЬНОГО УРАЛЬСКОГО ЭНДЕМИКА *ASTRAGALUS KUNGURENSIS* (*FABACEAE*)

S. V. BALANDIN, I. V. LADYGIN.

CONDITION OF POPULATION OF *ASTRAGALUS KUNGURENSIS* (*FABACEAE*), A RESTRICTED ENDEMIC OF URALS

[1] Пермский государственный университет
614990 Пермь, ул. Букирева, 15
E-mail: kafbop@psu.ru
Управление по охране окружающей среды
Министерства градостроительства и развития инфраструктуры Пермского края
614006 Пермь, ул. Ленина, 51
Факс (342) 236-16-39
E-mail: liv@permregion.ru

Поступила 10.02.2005
Окончательный вариант получен 30.04.2008

Дается характеристика единственной популяции эндемика уральской флоры *Astragalus kungurensis*, которая насчитывает 90 особей. Приводится описание возрастных состояний, оценивается состояние популяции и по литературным данным ее динамики. Обсуждаются проблемы мониторинга и мероприятия по сохранению вида.

Ключевые слова: эндемик, популяция, *Astragalus kungurensis*, Урал.

Астрагал кунгурский — *Astragalus kungurensis* Boriss. — эндемичный уральский вид, обитающий только в одном месте — Подкаменная гора в Кунгурском р-не Пермской обл. (рис. 1). Вид, находящийся под угрозой исчезновения, имеет самый высокий статус редкости: I категория. Включен в Красные книги: РСФСР (1988), Среднего Урала (1996).

Обнаружен А. Н. Пономаревым в 1939 г. в окрестностях г. Кунгура (Пономарев, 1951) и первоначально определен им как астрагал длинноцветковый (*A. longiflorus* Pall.). А. Г. Борисова (1950) описала его в качестве нового вида — астрагала кунгурского, близкого к астрагалу длинноцветковому (*A. kungurensis* Boriss. 1950, Бот. мат. (Ленинград) 13 : 129; Васильева, 1987, Фл. Европ. части СССР, 6 : 59).

Описан из Пермской обл. Голотип: «Западный Урал, окр. г. Кунгур, в горных сосняках Подкаменной горы, у дер. Токарево, 3 VII 1946. А. Пономарев» (LE). Паратип: Зап. Приуралье, на коренных берегах р. Сылвы, 12 VII 1946. А. Пономарев (LE).

В настоящее время некоторые авторы (Podlech, 1988; Князев, 1994) объединяют астрагал кунгурский с *Astragalus wolgensis* Bunge, однако большинство исследователей считают *Astragalus kungurensis* самостоятельным видом: Л. И. Васильева (1987), Р. В. Камелин (Красная книга РСФСР, 1988), Р. В. Камелин, Т. П. Белковская (Красная книга Среднего Урала, 1996), С. А. Овеснов (1997) и др. По нашим данным, морфологические характеристики взрослых особей вполне соответствуют параметрам *A. kungurensis* (Васильева, 1987).

Изучение популяции астрагала кунгурского нами проводилось в начале июня 2004 г.

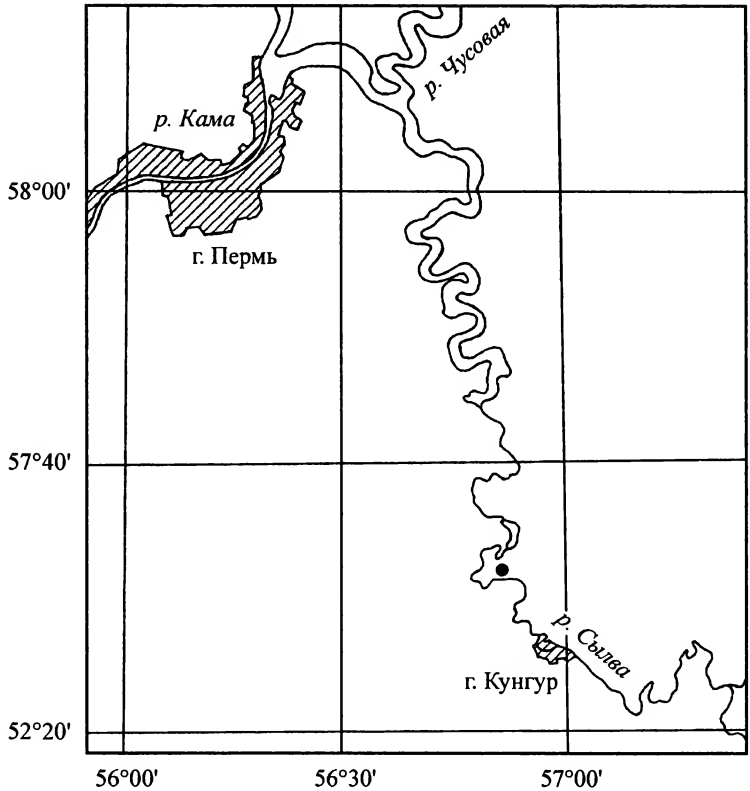


Рис. 1. Местонахождение популяции *Astragalus kungurensis*.

Характеристика местообитания

Астрагал кунгурский встречается на очень ограниченном отрезке Подкаменной горы напротив д. Плашкино. Подкаменная гора — это мощная каменистая гряда, представляющая собой обнажения коренного берега долины р. Сылвы. Она тянется на 6 км по правому берегу реки и является естественным продолжением Спасской горы, начинающейся у г. Кунгура. Спасская и Подкаменная горы сложены гипсами и доломитизированными известняками кунгурского яруса Пермской системы.

Река в районе д. Плашкино делает крутую излучину, меняя направление с севера на запад. Поэтому правый берег имеет здесь южную экспозицию склона, который облесен сосной. В 2004 г. популяция астрагала кунгурского была ограничена участком склона протяженностью 250 м, расположенного напротив первого острова в р. Сылве вниз по течению в окрестностях д. Плашкино. Границы ее почти совпадают с границами этого острова. Это местонахождение *Astragalus kungurensis* отмечалось ранее в литературе — Т. П. Белковская (1978), П. Л. Горчаковский, В. Н. Зуева (1984).

Описание растительных сообществ проводили по общепринятой методике (Понятовская, 1964; Воронов, 1973; Нешатаев, 1987, и др.). Названия видов сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1995).

ТАБЛИЦА 1

Химические показатели почвы

Почвенный горизонт	pH солевой суспензии	pH водной суспензии	Сумма обменных оснований в мг-эквиваленте на 100 г почвы	K_2O в мг на 100 г почвы	P_2O_5 в мг на 100 г почвы
A_1	7.27	8.30	50.0	12.0	18.2
B_1	7.28	7.90	56.0	16.2	19.4

Особи астрагала встречаются в остепненном сосняке на южных склонах крутизной более 30° в их нижней трети. Наиболее характерным местообитанием является следующее сообщество.

Сосняк остепненный разнотравный. Дата описания 3 VI 2004. Кунгурский р-н Пермской обл. Подкаменная гора, склон 32° южной экспозиции. Древесный ярус (сомкнутость крон 0.5) образован *Pinus sylvestris*. Формула древостоя 10С. Средняя высота сосны обыкновенной 11.5 м, средний диаметр 24 см. Кустарниковый ярус (проективное покрытие менее 5 %) представлен: sol — *Chamaecytisus ruthenicus*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Rosa majalis* (проективное покрытие каждого вида менее 1 %). Травяно-кустарничковый ярус (проективное покрытие 40 %) образуют: sp — *Calamagrostis epigeios*, *Fragaria viridis* (по 10 %), sol — *Astragalus cornutus*, *Astragalus kungurensis* (менее 1 %), *Echinops ruthenicus*, *Galium ruthenicum* (по 5 %), *Gypsophila altissima* (2 %), *Onosma simplicissima* (менее 1 %), *Poa angustifolia* (1 %), *Potentilla humifusa* (менее 1 %), *Salvia stepposa* (1 %), *Stipa pennata* (5 %), *Thalictrum minus* (менее 1 %), *Vincetoxicum hirundinaria* (1 %). Мохово-лишайниковый ярус отсутствует.

Почва дерново-карбонатная среднесуглинистая. Верхний слой до 0.5 см образует подстилка (горизонт A_0), от 0.5 до 3.5 см расположена серая пылеватая почва с углями после пожара прошлого года (горизонт A_1), от 3.5 до 38.5 см находится бурая зернистая почва с камнями до 1 см в диам. (горизонт B_1), от 38.5 до 50 см расположена бурая зернистая почва с камнями более 1 см в диам., камни составляют половину горизонта (горизонт B_2), нижний слой на глубине более 50 см образуют гипсы (горизонт С). Результаты химического анализа почвы приведены в табл. 1.

На основании изучения местообитаний вида его можно отнести к экологической группе ксеромезофитов и ценотической группе лесных видов.

Характеристика возрастных состояний и популяций

Согласно классификации И. Г. Серебрякова (1962, 1964), в литературе нет однозначного определения жизненной формы астрагала кунгурского. П. Л. Горчаковский, В. Н. Зуева (1984) относят его к кустарничкам, образующих каудекс. С. А. Овеснов (1997) характеризует как стержнекорневой поликарпик, т. е. как травянистое растение. По-нашему мнению, астрагал кунгурский является стержнекорневым каудексообразующим полукустарничком.

При изучении возрастных состояний и популяции вида использовались общепринятые методические разработки (Работнов, 1950, 1964; Ценопопуляции.., 1976; Диагнозы и ключи.., 1980—1983; Программа и методика.., 1986; Заугольнова и др., 1988). Выделение возрастных состояний и определение размеров особей проводилось в полевых условиях без выкапывания растений, так как вид имеет самый вы-

ТАБЛИЦА 2

Морфометрическая характеристика особей *Astragalus kungurensis*

Параметры	*j*	*im*	*v*	g_1	g_2	g_3	*s*
1	3.1 ± 0.3	8.6 ± 0.7	15.3 ± 1.6	17.4 ± 2.8	18.7 ± 2.1	16.6 ± 2.3	7.7 ± 0.7
2	1	1	1	1	5.1 ± 0.9	20.8 ± 1.8	4.5 ± 0.6
3	2	3.3 ± 0.3	4.5 ± 0.6	5 ± 1	4.1 ± 0.3	4.7 ± 0.3	1.4 ± 0.3
4	4 ± 0.2	10.8 ± 0.9	16.5 ± 1.9	16.6 ± 2.2	19.9 ± 1.5	19.7 ± 2.1	8.4 ± 0.7
5	1.5 ± 0.1	2.8 ± 0.2	3.5 ± 0.3	3.5 ± 0.4	3.7 ± 0.2	3.5 ± 0.1	2.3 ± 0.2
6	2	5.6 ± 0.5	12 ± 1.2	15.5 ± 0.5	13.7 ± 0.9	12.3 ± 0.7	9.5 ± 0.7
7	3.2 ± 0.2	7.1 ± 0.4	6.6 ± 2.1	6.5 ± 1.3	6.9 ± 0.8	6.6 ± 0.8	2.9 ± 0.4
8	1.1 ± 0.1	2.4 ± 0.2	2.6 ± 0.4	2.3 ± 0.2	2.1 ± 0.2	1.9 ± 0.2	1.6 ± 0.2
9	2	5 ± 0.4	8 ± 1.7	9.5 ± 1.5	9.2 ± 0.9	8.3 ± 0.8	2.8 ± 0.5
10	—	—	—	1.3 ± 0.3	8.2 ± 1.9	7.4 ± 1.8	—
11	—	—	—	5 ± 0.7	5.2 ± 0.6	5.6 ± 0.2	—
12	—	—	—	2 ± 0.4	2.7 ± 0.3	2.6 ± 0.3	—
13	—	—	—	—	2.6 ± 0.6	2.4 ± 0.3	—
14	—	—	—	—	12 ± 1.7	9.3 ± 1.4	—
15	—	—	—	—	11.7 ± 2.5	10 ± 1.1	—
16	—	—	—	—	6.3 ± 0.8	5.4 ± 0.5	—

Примечание. 1 — высота растения, см; 2 — число розеток прикорневых листьев; 3 — число прикорневых листьев в розетке; 4 — длина максимально развитых листьев, см; 5 — их ширина, см; 6 — число пар листочков максимально развитых листьев; 7 — длина минимально развитых листьев, см; 8 — их ширина, см; 9 — число пар листочков минимально развитых листьев; 10 — число цветоносов; 11 — длина цветоноса, см; 12 — число цветков на цветоносе; 13 — число плодов на цветоносе; 14 — число семян в плоде; 15 — число неразвившихся семян в плоде; 16 — длина ножки бобов, мм.

сокий статус редкости. Использовался также материал гербария Пермского университета (PERM).

Количественные значения основных морфометрических показателей возрастных состояний, за исключением проростков, по которым исследования не проводились (в связи с их отсутствием во время изучения), приведены в табл. 2. Все показатели в таблицах достоверны при 0.1—5%-х уровнях значимости. В отношении числа семян в плоде и числа неразвившихся семян необходимо отметить, что исследования проводились 2—3 июня 2004 г., в период, когда семена находились в начале формирования.

Некоторые вопросы онтогенеза астрагала кунгурского рассматриваются в: Т. П. Белковская (1978), П. Л. Горчаковский, В. Н. Зуева (1984). На основании литературных данных и собственных наблюдений у астрагала кунгурского можно выделить следующие возрастные состояния:

p — проросток. Имеет тонкий (диаметром 0.2—0.3 мм) неразветвленный корень до 2 см длиной. Гипокотиль частично погружен в подстилку, до 2 см дл. Семядоли хорошо развиты, довольно крупные (рис. 2). С развитием первых двух настоящих листьев семядоли отмирают и у ювенильных растений отсутствуют. Нередко можно встретить переходную стадию между проростками и ювенильными растениями, когда связь с семенем уже отсутствует, и имеются одновременно зародышевые структуры (семядольные листья) и незародышевые признаки (настоящие листья).

j — ювенильное. Корень диаметром 0.2—0.4 мм. Над отмершими семядолями возвышаются обычно два непарноперистых листа с двумя парами листочков. Высота растения до 5 см (рис. 2, табл. 2).

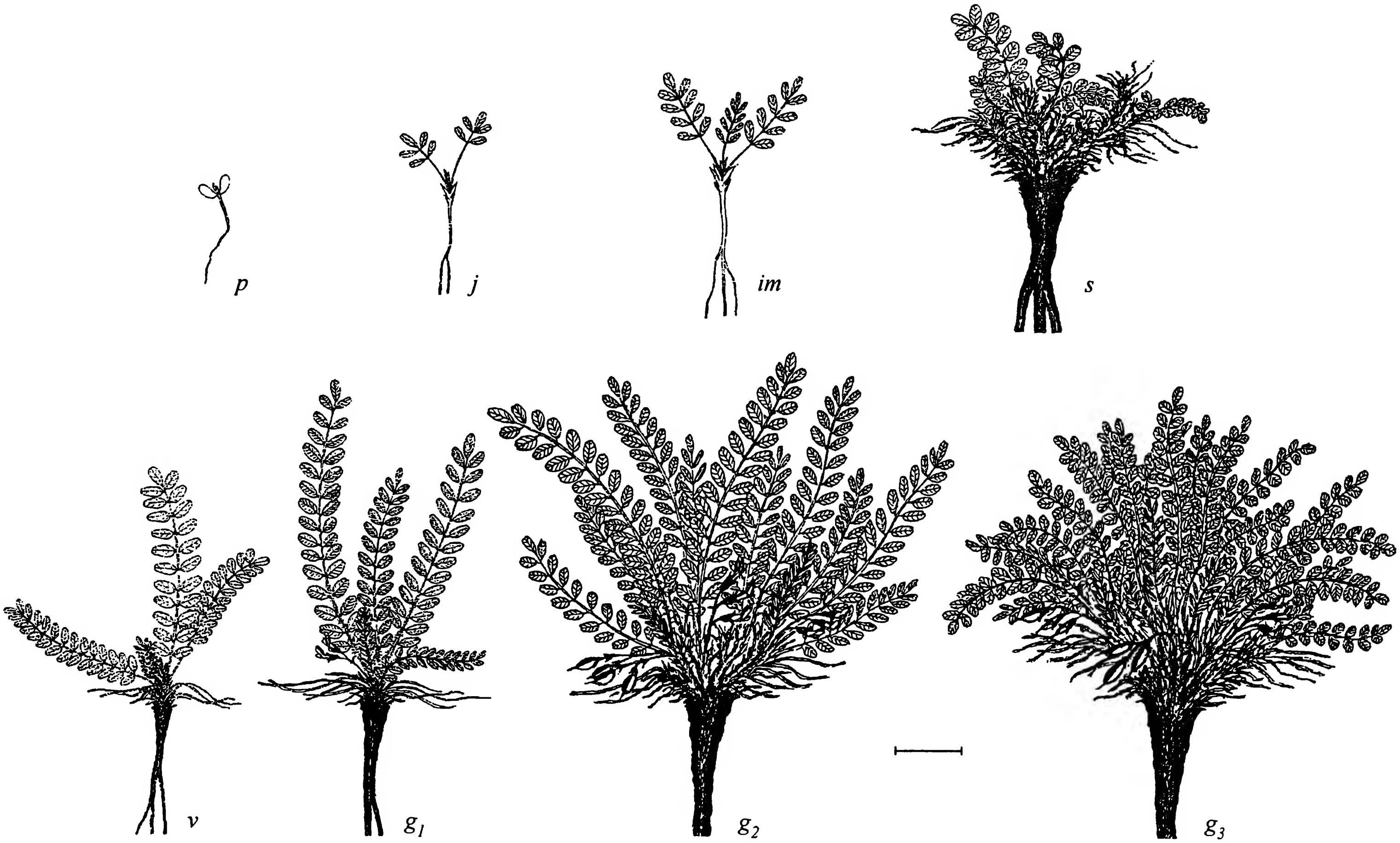


Рис. 2. Возрастные состояния *Astragalus kungurensis*.

p — проросток, *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, g_1 — молодое генеративное, g_2 — средневозрастное генеративное, g_3 — старое генеративное, *s* — сенильное. Масштабная линейка — 3 см.

im — имматурное. Корень диаметром 0.4—0.6 мм, длиной до 15 см, неветвистый. Зачаток каудекса неразветвленный, прямостоящий, покрыт остатками старых черешков и прилистников. Листья непарноперистые, с 5—7 парами листочков (рис. 2, табл. 2).

v — виргинильное. Корень до 0.5 м дл., около 1 см толщ. Каудекс развит, но еще не разветвлен. Форма и размеры листьев соответствуют взрослым растениям. Генеративные органы отсутствуют (рис. 2, табл. 2).

g_1 — молодое генеративное. Корень до 0.7 м дл., около 1 см толщ. Каудекс развит, но не разветвлен. Листья до 20 см дл., имеют до 16 пар листочков. Цветоносов 1—2, цветков на цветоносе до 3. Отличие от виргинильного состояния в случае отсутствия цветения и плодоношения, заключается в том, что присутствуют остатки цветоносов предыдущих лет (рис. 2, табл. 2).

g_2 — средневозрастное (зрелое) генеративное. Корень длиной до 1 м, около 1 см толщ. Каудекс разветвлен, до 12 ответвлений. Листья до 30 см дл., имеют до 20 пар листочков. Число цветоносов до 12, цветков на цветоносе до 5 (рис. 2, табл. 2).

g_3 — старое генеративное. Преобладание процессов отмирания над процессами новообразования. Корень до 1 м дл., около 1.5 см толщ. Число ответвлений каудекса до 25. Листья до 25 см дл., имеют до 15 пар листочков. Цветоносов до 12, цветков на цветоносе до 4 (рис. 2, табл. 2).

s — сенильное. Накопление отмерших частей растения. Корень до 0.5 м дл., около 1.5 см толщ. Число ответвлений каудекса до 10, большая часть из них отмершая. Листья до 9 см дл., имеют до 11 пар листочков. Цветоносов нет (рис. 2, табл. 2).

Численность популяции составляет 90 особей на площади 2500 м^2, плотность 0.036 особи на 1 м^2. Учет возрастной структуры проведен на 1/2 популяции, общая численность подсчитана путем экстраполяции. В связи с крутизной склона более 30° изучение особей крайне затруднено. Возрастная структура популяции представлена на рис. 3.

Популяцию можно характеризовать как зрелую полночленную нормального типа. На основании выявленного типа в настоящее время популяция успешно возобновляется.

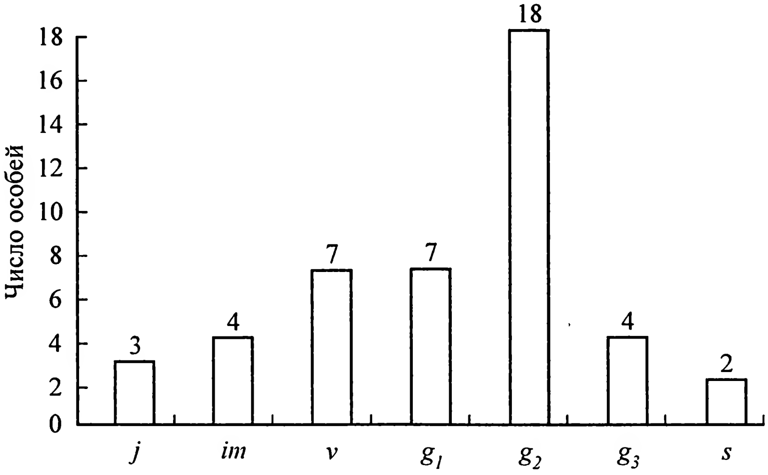


Рис. 3. Возрастная структура популяции *Astragalus kungurensis*.

j — ювенильные, *im* — имматурные, *v* — виргинильные, g_1 — молодые генеративные, g_2 — средневозрастные генеративные, g_3 — старые генеративные, *s* — сенильные особи.

Мониторинг и мероприятия по сохранению астрагала кунгурского

Исследования по изучению отдельных показателей популяции астрагала кунгурского начались с 1975 г. (Белковская, 1978). Тогда была впервые определена численность популяции, она составила около 500 особей на участке протяженностью 500 м. В дальнейшем популяция изучалась в 1980, 1982 и 1983 гг. сотрудниками Института экологии растений и животных УрО РАН. В 1980 г. численность составляла 400 особей, а популяция была нормальной неполночленной (отсутствовали сенильные особи). В 1982 г. популяция стала полночленной нормального типа, численность не приводится. В 1983 г. численность снизилась до 300 особей, популяция отнесена к старой неполночленной нормального типа, в ней преобладали сенильные особи, отсутствовали ювенильные и имматурные, а генеративные были представлены ничтожным количеством. В 2004 г. численность популяции снизилась до минимально известного уровня — 90 особей — в связи с сильным низовым пожаром предыдущего года, следы которого видны на основаниях сосен и в верхнем слое почвы на всем протяжении местообитания; популяция относится к полночленной зрелой нормального типа.

Характерные местообитания астрагала кунгурского — крутые остепненные склоны южной экспозиции в их нижней трети под пологом соснового леса. Данные сообщества представлены на территории протяженностью 2 км и шириной до 30 м от Ногаева лога до пионерлагеря «Зеленый остров». В 1975 г. область его распространения составляла около 500 м, в 1991 и 1996 гг. астрагал встречался и у второго острова, т. е. его распространение вдоль берега р. Сылвы превысило 500 м. В 2004 г. астрагал отмечен на площади 250 × 10 м. Потенциальный ареал астрагала кунгурского значительно шире, чем тот, где он обитает в настоящее время.

Из естественных катастрофических факторов, которые могли бы привести к исчезновению местообитания этого астрагала, — это верховой пожар, глобальные геологические процессы или резкое изменение климата. Возникновение верхового пожара маловероятно, так как древостой разрежен, сомкнутость крон 0.5, в таких лесах возникают лишь низовые пожары. В отношении двух других факторов можно сказать, что в обозримом будущем их проявление также маловероятно.

Местонахождение астрагала кунгурского расположено на особо охраняемой природной территории — ландшафтном памятнике природы «Черниковский бор», образованным решением Пермского облисполкома от 12.12.91 г. № 285. (Особо охраняемые природные территории.., 2002). Охраняемый статус территории позволяет предотвратить исчезновение популяции в связи с хозяйственной деятельностью человека (вырубка леса, строительство различных сооружений, добыча гипса, прокладка газопровода и т. д.). Можно предположить, что природный комплекс, в котором обитает астрагал кунгурский, в обозримом будущем не подвергнется каким-либо катастрофическим изменениям.

Некатострофическими факторами, которые не приводят к уничтожению местообитаний, но негативно влияющие или могущие негативно повлиять на популяцию астрагала кунгурского, являются следующие: размыв поверхности склона сильными дождями, которые привели к снижению ее численности в 1983 г.; низовые пожары, которые привели к снижению численности в 2004 г.; рекреация. Как показывают исследования, сильные дожди и низовые пожары значительно сокращают численность популяции; многие растения, особенно в прегенеративном состоянии, погибают. Но, несмотря на это, у вида имеются приспособительные механизмы для переживания неблагоприятного периода. В отношении рекреации необходимо отметить, что астрагал кунгурский вегетативно неподвижный вид, размножающийся только семенным путем, произрастающий в местообитаниях, где ослаблена конкуренция со стороны других растений, прежде всего — дерновинных злаков, а субстрат постоянно обновляется в результате выветривания горных пород. Умеренная рекреация способствует созданию таких оптимальных местообитаний, и в ряде случаев, когда наблюдается затухание эрозионных процессов, даже желательна (Горчаковский, Зуева, 1984). Чрезмерное рекреационное воздействие приводит обычно к негативным явлениям — разрушению, деградации местообитаний. В отношении астрагала кунгурского можно подчеркнуть, что ему чрезмерная рекреация не угрожает, поскольку местонахождение популяции довольно далеко удалено от крупных населенных пунктов и основная масса рекреантов сосредоточена у берега реки, где склоны не такие крутые.

Для сохранения популяций наиболее редких видов обычно их культивируют для изучения особенностей биологии и создания банка семян для восстановления естественных популяций в случае каких-либо катастрофических явлений. Аналогичная ситуация наблюдается и в отношении астрагала кунгурского, который культивируется в Ботаническом саду Уральского университета и Уральского отделения РАН, г. Екатеринбург; а также учебном хозяйстве Пермского университета (Красная книга РСФСР, 1988). В работе Л. И. Томиловой (1982) охарактеризованы результаты интродукционного испытания. Интродукционные особенности вида нуждаются в дальнейшем изучении.

Поскольку астрагал кунгурский представлен одной популяцией, хотя и довольно далеко удаленной от крупных населенных пунктов, для его сохранения необходимо проведение ежегодного мониторинга за состоянием популяции: наблюдения за динамикой ее численности, возрастной структуры, лимитирующими факторами.

Многолетний цикл исследований позволит получить более полные данные о существовании популяции: динамике ее плотности; численности занимаемой территории; особенностей обитания в разных растительных сообществах, если ее площадь будет увеличиваться; выявить степень воздействия негативных факторов на популяцию и продолжительность последствий негативного влияния. Также удастся выявить продолжительность жизни особей в каждом возрастном состоянии, общую продолжительность жизни особей, что в настоящий момент неизвестно.

Целесообразно расширить исследования по культивированию астрагала кунгурского и в других Ботанических садах, кроме городов Екатеринбурга и Перми, поскольку чем в бо́льших центрах он будет выращиваться, тем лучше будет изучена биология вида и больше будет банк семян для расселения его в природной обстановке в случае необходимости.

Желательно изучить территорию Пермской и других областей с точки зрения перспективных местообитаний для расселения астрагала кунгурского. Наличие нескольких природных популяций обеспечит сохранение вида в его природной обстановке.

Выводы

1. Жизненная форма астрагала кунгурского — это стержнекорневой каудексообразующий полукустарничек. Экологическая группа — ксеромезофит. Ценотическая группа — лесной вид.

2. С 1975 г. численность единственной популяции *Astragalus kungurensis* неуклонно сокращается. В 2004 г. численность популяции достигла минимально известного уровня — 90 особей. Популяция характеризуется как зрелая полночленная нормального типа, т. е. не утратила способности к самовозобновлению.

3. Установленными факторами, снижающими численность популяции, являются: размыв поверхности склона сильными дождями и низовые пожары. Причины снижения численности популяции пока окончательно не установлены, так как биология вида еще недостаточно изучена. Признаки деградации растительных сообществ, в которых обитает вид, отсутствуют, кроме некоторой разреженности травостоя в связи с низовым пожаром 2003 г.

4. Необходимо проводить ежегодный мониторинг за состоянием популяции, поскольку вид представлен одной, постепенно уменьшающейся, популяцией, недостаточно изучен и имеет самую высокую категорию редкости в Красных книгах РСФСР, Среднего Урала.

Благодарности

Выражаем благодарность А. В. Накарякову (Пермский университет) за проведенный химический анализ почвы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белковская Т. П. К экологии цветения, опыления и семенного размножения эндема уральской флоры — астрагала кунгурского *Astragalus kungurensis* Boriss. // Экология опыления. Пермь, 1978. С. 76—88.

Борисова А. Г. Новые бобовые (*Chesneya* и *Astragalus*) флоры СССР // Бот. матер. Гербария Бот. ин-та АН СССР. 1950. Т. 13. С. 126—134.

Васильева Л. И. Род Астрагал — *Astragalus* // Флора европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 47—76.

Воронов А. Г. Геоботаника. Изд. 2-е. М., 1973. 384 с.

Горчаковский П. Л., Зуева В. Н. Возрастная структура и динамика малых изолированных популяций уральских эндемичных астрагалов // Экология. 1984. № 3. С. 3—11.

Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1980. Ч. 1. 108 с.; 1983а. Ч. 2. 96 с.; 1983б. Ч. 3. 79 с.

Заугольнова Л. Б., Жукова А. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 183 с.

Князев М. С. Astragalus L. // Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М., 1994. С. 280—286.

Красная книга РСФСР: Растения. М., 1988. 590 с.

Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области). Екатеринбург, 1996. 279 с.

Нешатаев Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л., 1987. 192 с.

Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. 252 с.

Особо охраняемые природные территории Пермской области. Реестр. Пермь, 2002. 464 с.

Пономарев А. Н. К флоре Среднего Урала // Изв. ЕНИ при Перм. ун-те. 1951. Т. 13. Вып. 23. С. 241—248.

Понятовская В. Н. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 209—299.

Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М., 1986. 34 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204.

Работнов Т. А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 132—208.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Серебряков И. Г. Жизненные формы растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 146—205.

Томилова Л. И. Эндемики флоры Урала в ботаническом саду в Свердловске // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. 1982. № 126. С. 25—31.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.

Podlech D. Revision von *Astragalus* L. sect. *Caprini* DC. (*Leguminosae*). Subsect. Gontscharoviella, Erionotus, Purpurascentes // Mitt. Bot. Staatssmml. Munchen, 1988. Bd 25. T. 2. S. 515—924.

SUMMARY

The single population of *Astragalus kungurensis*, an endemic species of the Urals, included in the Red Data Books of RSFSR (1988) and the Middle Urals (1996) with the status of the endangered species (category I) is investigated. The population numbers 90 individuals, and is characterized as a mature, full member one of normal type. The description and morphological characteristics of age classes are given. For the species conservation, it is desirable to make annual monitoring of the condition of its population, to cultivate the species in botanical gardens and to disseminate in to other natural habitats.

УДК 581.82 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 11

© А. Е. Васильев

ДИНАМИКА КЛЕТОЧНЫХ КОМПОНЕНТОВ ТКАНЕЙ ЛИСТА *POPULUS DELTOIDES* (*SALICACEAE*) В ХОДЕ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА. 4. ОСНОВНЫЕ КЛЕТКИ ЭПИДЕРМИСА

A. E. VASSILYEV. CELL COMPONENT DYNAMICS IN THE LEAF TISSUES OF *POPULUS DELTOIDES* (*SALICACEAE*) DURING LIFE CYCLE. 4. GROUND EPIDERMAL CELLS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vassilyev@list.ru
Поступила 07.04.2008

Проведен анализ количественных признаков клеток верхнего эпидермиса на 6 стадиях развития листа в сравнении с мезофиллом. Установлено, что пластиды, представленные в эпидермисе мелкими хлоропластами, прекращают рост в листе на стадии клеточных делений, однако число их на клетку такое же, как в мезофилле. В закончивших рост листьях суммарный объем хлоропластов в клетке эпидермиса почти в 11 раз меньше, чем в клетке мезофилла. Тилакоидная система развита значительно слабее, а пластоглобулы выражены сильнее. Содержание митохондрий и протяженность крист в клетках эпидермиса выше, но сами органеллы мельче. Судя по морфометрии, в обеих тканях максимальной активности как митохондрии, так и хлоропласты достигают в недавно закончивших рост листьях. В клетках эпидермиса активность митохондрий на всех стадиях выше, а хлоропластов ниже, чем в мезофилле. Пероксисомы в эпидермисе в десятки раз мельче, а их число на клетку лишь немногим больше. Активность эндомембранной системы очень низкая, падает по мере роста листа. Количественные изменения при старении листьев в обеих тканях протекают сходно.

Ключевые слова: *Populus*, морфометрия, дифференциация, ультраструктура, эпидермис.

В предыдущих публикациях, посвященных динамике клеточных компонентов в ходе роста и старения листа, были выявлены закономерности изменений количественных параметров этих компонентов в мезофилле у дерева *Populus deltoides* (Васильев, 1997; Васильев, Муравник, 1997а, б), мезофилле (Васильев, Муравник, 2001) и замыкающих клетках устьиц (Васильев, 2001) у однолетней травы *Arabidopsis thaliana*. В настоящем сообщении приводятся эти данные для другой ткани — эпидермиса тополя, его основных клеток. Следует отметить, что количественная ультраструктура клеток эпидермиса, тем более в ходе жизненного цикла листа подробно не изучалась. Имеются лишь данные о величине митохондрий, числе, величине и «степени гранальности» хлоропластов в различных тканях, включая оба эпидермиса, у зрелых листьев ряда растений (Гамалей, 1983; Гамалей, Милашвили, 1986).

Материал и методика

Исследованы основные клетки верхнего эпидермиса тополя у тех же самых листьев, которые были взяты для изучения дифференциации и старения клеток мезофилла (Васильев, 1997; Васильев, Муравник, 1997а, б). Морфометрический анализ проведен на 6 из 8 стадий жизненного цикла листа, изученных для мезофилла, исключены предстарческая стадия и стадия середины старения. Методики подготовки препаратов для электронной микроскопии и морфометрии подробно описаны ранее (Васильев, Муравник, 1997а). Добавлю только, что средний объем клетки эпидермиса подсчитывался, исходя из средних парциального и абсолютного объемов ядра (Steer, 1981). В качестве контроля объем клетки определялся также путем умножения ее площади в плане на ее средний антиклинальный размер. При этом площадь клеток определялась под световым микроскопом на репликах эпидермиса, полученных при помощи лака для ногтей. Антиклинальный размер измерялся на ультратонких поперечных срезах листа под электронным микроскопом. Поверхность внутренних митохондриальных мембран в 1 митохондрии подсчитывалась умножением ее величины в 1 мкм^3 на средний объем органеллы, а во всей клетке — путем умножения на объем в ней всех митохондрий.

В настоящей статье признаки основных клеток эпидермиса листьев тополя многократно сравниваются с таковыми клеток мезофилла, опубликованными ранее (Васильев, 1997; Васильев, Муравник, 1997б). Их значения для мезофилла включены в качестве знаменателя в табл. 1—9, и в дальнейшем ссылки на эти статьи в тексте не приводятся.

Результаты и обсуждение

В зачатках листьев (листовых бугорках) тополя (1-я стадия), закладывающихся в определенной последовательности на флангах апикальной меристемы побегов в почке, клетки протодермы (будущего эпидермиса) по количественным (и качественным) показателям ультраструктуры достоверно не отличаются от подстилающих клеток, дающих начало клеткам мезофилла (Васильев, Муравник, 1997а). Начиная со следующей стадии — листьев, вышедших из почки и растущих в основном путем деления клеток, по многим количественным признакам клеточных компонентов эпидермис уже заметно отличается от мезофилла.

Вакуоли. Эпидермальные клетки — наиболее вакуолизированные клетки листа. Прозрачная центральная вакуоль служит защитным водяным экраном для расположенных глубже фотосинтезирующих клеток мезофилла. В ходе роста листа тополя объем клеток эпидермиса увеличивается более чем в 25 раз и это увеличение происходит главным образом за счет увеличения объема центральной вакуоли, обеспечивающего рост клетки, в меньшей степени — за счет утолщения клеточной оболочки и совсем мало — за счет новообразования цитоплазмы (табл. 1, 2). В за-

ТАБЛИЦА 1

Динамика парциального объема (%) компонентов клеток верхнего эпидермиса (числитель) и мезофилла (знаменатель) в ходе жизненного цикла листа

Компоненты клеток	Стадии					
	1	2	3	4	5	6
Оболочка	7.9 ± 0.6 7.4 ± 0.3	16.7 ± 1.2 6.8 ± 0.4	18.9 ± 1.3 5.7 ± 0.5	28.7 ± 1.9 6.5 ± 0.5	29.9 ± 2.1 5.9 ± 0.3	33.1 ± 2.9 6.5 ± 0.3
Кутикула	0.3 ± 0.1 0	0.3 ± 0.04 0	3.9 ± 0.3 0	5.5 ± 0.4 0	5.3 ± 0.4 0	5.0 ± 0.4 0
Вакуоли	6.2 ± 1.2 4.7 ± 0.5	56.0 ± 1.7 34.6 ± 2.5	64.5 ± 2.1 48.6 ± 3.4	60.1 ± 2.1 48.5 ± 3.4	61.9 ± 2.4 69.2 ± 0.8	60.2 ± 2.2 86.8 ± 0.5
Ядро	25.1 ± 1.8 24.3 ± 1.8	4.0 ± 0.5 7.0 ± 1.0	1.2 ± 0.2 4.5 ± 0.9	0.7 ± 0.07 3.4 ± 0.7	0.3 ± 0.04 0.7 ± 0.2	0.2 ± 0.05 0.4 ± 0.1
Цитоплазма	60.1 ± 1.9 63.6 ± 1.8	22.8 ± 1.8 51.5 ± 2.6	11.1 ± 1.0 41.2 ± 4.3	4.9 ± 0.4 41.5 ± 2.9	2.6 ± 0.2 24.2 ± 0.7	1.5 ± 0.1 6.3 ± 0.4
— хлоропласты	3.7 ± 0.5 3.9 ± 0.3	1.5 ± 0.1 12.5 ± 1.2	1.4 ± 0.1 19.6 ± 2.5	0.4 ± 0.05 23.1 ± 1.7	0.4 ± 0.03 13.5 ± 0.5	0.2 ± 0.06 3.8 ± 0.2
— митохондрии	3.2 ± 0.4 4.6 ± 0.3	1.1 ± 0.01 2.1 ± 0.2	0.5 ± 0.04 2.3 ± 0.4	0.4 ± 0.05 2.3 ± 0.3	0.2 ± 0.08 1.1 ± 0.08	0.02 ± 0.02 0.1 ± 0.02
— пероксисомы	0.1 ± 0.03 0.1 ± 0.04	0.04 ± 0.05 0.3 ± 0.06	0.01 ± 0.01 0.6 ± 0.1	<0.01 0.6 ± 0.1	<0.01 0.2 ± 0.03	<0.01 0.1 ± 0.01
— тельца Гольджи	0.5 ± 0.04 0.6 ± 0.08	0.2 ± 0.08 0.2 ± 0.06	0.08 ± 0.08 0.2 ± 0.05	0.04 ± 0.04 0.1 ± 0.02	0.01 ± 0.01 0.1 ± 0.01	<0.01 <0.01
— ретикулум	0.8 ± 0.05 1.2 ± 0.2	0.6 ± 0.14 0.6 ± 0.12	0.3 ± 0.04 0.1 ± 0.04	0.04 ± 0.04 0.1 ± 0.06	0.01 ± 0.01 0.1 ± 0.02	<0.01 <0.01
— цитозоль	51.8 ± 1.6 53.3 ± 1.6	19.5 ± 1.6 35.9 ± 1.7	8.8 ± 0.3 18.5 ± 1.6	4.0 ± 0.4 15.4 ± 1.1	2.0 ± 0.1 9.3 ± 0.2	1.2 ± 0.07 2.4 ± 0.1

Примечание. Стадии: 1 — закладки листа, 2 — деления клеток, 3 — растяжения клеток, 4 — зрелости, 5 — начала старения, 6 — завершения старения.

кончившем рост листе вакуолярный объем увеличивается в 215 раз по сравнению с таковым в клетках протодермы листового бугорка, тогда как в мезофилле отмечено лишь 59-кратное увеличение. Эта разница была бы еще большей, если бы не наличие у эпидермальных клеток тополя значительно утолщенной по сравнению с мезофиллом оболочки, растущей центростремительно за счет объема центральной вакуоли.

Ядро. Как и в клетках мезофилла, после прекращения деления начинается уменьшение размера ядра, особенно резкое при старении листьев (табл. 2, 5). Однако при этом ядро клеток эпидермиса на всех изученных стадиях остается более крупным и округлым, чем в клетках мезофилла. Параллельно с уменьшением размера ядра уменьшается и размер ядрышка. Как и в мезофилле (Васильев, 1989), в листьях на стадии деления происходит сегрегация гранулярного и фибриллярного компонентов ядрышка: гранулярный компонент занимает его периферию. В начале старения листьев наблюдается дегрануляция ядрышка, размер его резко сокращается. Это указывает на подавление активности ядрышка в образовании рибосом.

Цитоплазма. По относительному содержанию цитоплазмы с органеллами мезофилл на всех стадиях превосходит эпидермис, причем разница с возрастом листа увеличивается (табл. 1). В абсолютном выражении количество цитоплазмы в мезо-

ТАБЛИЦА 2

Динамика объема (мкм^3) компонентов клеток верхнего эпидермиса (числитель) и мезофилла (знаменатель) в ходе жизненного цикла листа

Компоненты клеток	Стадии					
	1	2	3	4	5	6
Оболочка	$\frac{34.0}{24.3}$	$\frac{430.1}{74.5}$	$\frac{1136.2}{74.9}$	$\frac{3197.2}{124.1}$	$\frac{3283.0}{110.2}$	$\frac{3802.2}{128.3}$
Кутикула	$\frac{1.2}{0}$	$\frac{7.0}{0}$	$\frac{239.2}{0}$	$\frac{617.5}{0}$	$\frac{581.9}{0}$	$\frac{571.7}{0}$
Вакуоли	$\frac{26.6}{15.7}$	$\frac{1444.8}{377.5}$	$\frac{3864.4}{642.6}$	$\frac{6695.1}{920.6}$	$\frac{6796.6}{1298.2}$	$\frac{6904.1}{1723.2}$
Ядро	$\frac{107.6}{80.5}$	$\frac{103.2}{76.4}$	$\frac{90.2}{59.7}$	$\frac{78.8}{64.9}$	$\frac{30.7}{13.2}$	$\frac{20.7}{8.2}$
Цитоплазма	$\frac{260.6}{210.5}$	$\frac{594.9}{561.7}$	$\frac{680.0}{515.2}$	$\frac{551.4}{789.1}$	$\frac{287.8}{454.5}$	$\frac{181.3}{124.7}$
— хлоропласты	$\frac{15.7}{12.9}$	$\frac{40.2}{136.8}$	$\frac{87.2}{259.6}$	$\frac{40.9}{438.2}$	$\frac{38.5}{253.4}$	$\frac{18.7}{74.6}$
— митохондрии	$\frac{13.5}{15.1}$	$\frac{30.5}{23.3}$	$\frac{33.0}{30.5}$	$\frac{47.4}{42.5}$	$\frac{27.3}{21.2}$	$\frac{2.8}{1.7}$
— пероксисомы	$\frac{0.4}{0.3}$	$\frac{1.2}{2.8}$	$\frac{1.1}{7.3}$	$\frac{0.2}{13.2}$	$\frac{0.7}{3.6}$	$\frac{<0.1}{0.2}$
— тельца Гольджи	$\frac{2.2}{2.0}$	$\frac{5.1}{2.2}$	$\frac{5.1}{2.0}$	$\frac{5.0}{0.7}$	$\frac{1.2}{1.1}$	$\frac{<0.1}{<0.1}$
— ретикулум	$\frac{3.3}{3.9}$	$\frac{16.5}{6.1}$	$\frac{21.6}{1.8}$	$\frac{4.5}{2.7}$	$\frac{1.0}{1.2}$	$\frac{<0.1}{<0.1}$
— цитозоль	$\frac{225.5}{174.3}$	$\frac{501.4}{393.7}$	$\frac{532.0}{244.2}$	$\frac{453.4}{291.7}$	$\frac{219.1}{174.1}$	$\frac{159.8}{48.3}$
Вся клетка	$\frac{430}{331}$	$\frac{2580}{1090}$	$\frac{6010}{1322}$	$\frac{11140}{1899}$	$\frac{10980}{1876}$	$\frac{11480}{1985}$

Примечание. Стадии 1—6 — см. табл. 1.

филле больше, чем в эпидермисе лишь на 2 стадиях, но ключевых — зрелости и начале старения (табл. 2). В клетках эпидермиса зрелых листьев основное количество цитоплазмы и ядро располагаются у внутренней периклинальной стенки.

Преобладающий компонент цитоплазмы эпидермиса на всех стадиях онтогенеза листа — цитозоль, тогда как в мезофилле цитозоль преобладает только на ранних стадиях — закладки листа и роста путем деления клеток, на всех остальных стадиях преобладают хлоропласты (табл. 1, 2). Объясняется это различие тем, что в эпидермисе хлоропласты растут мало и только на стадии деления клеток листа (табл. 4). В абсолютном значении объем цитозоля на клетку эпидермиса всегда больше, чем на клетку мезофилла (табл. 2). Максимальной величины этот показатель достигает на стадии роста листа растяжением, в мезофилле же — на стадии роста делением. Даже на стадии завершения старения абсолютный объем цитозоля в клетке эпидермиса более чем в 7 раз превышает объем всех цитоплазматических органелл вместе взятых (табл. 2). В относительном выражении доля цитозоля по мере роста листа постоянно падает в обеих тканях, но в разы сильнее в эпидермисе (табл. 1), и в мезофилле этот показатель всегда в разы выше. В цитоплазме на всех стадиях в очень небольшом числе встречаются липидные капли. В цитозоле клеток эпидермиса листа на стадии роста делением частота свободных рибосом, по глазомерной оценке, такая же высокая, как и в протодерме листового бугорка. На следующей стадии она заметно сокращается и в цитозоле остаются удаленные друг от друга группы — полисомы. В мезофилле уменьшение плотности распределения свободных полисом происходит позднее — в закончивших рост листьях (Васильев, 1989).

По мере старения листа слой постенной цитоплазмы в клетках прогрессивно сокращается. Как и в мезофилле, бóльшая часть периметра среза клетки эпидермиса на завершающей стадии старения представлена лишь плазматической мембраной и тонопластом, между которыми находится очень узкий электронно-прозрачный промежуток.

Пластиды. По количественным признакам пластид и их динамике между эпидермисом и мезофиллом наблюдается наиболее заметная разница, что связано со специализацией последнего для фотосинтеза. Как и у большинства других растений (Мирославов, 1974, 1980), пластиды в клетках эпидермиса листьев *Populus deltoides* представлены хлоропластами. Однако развиты они значительно слабее, чем в мезофилле. Происходят они из ювенильных лейкопластов («пропластид») протодермы листового бугорка, имеющих такие же число (табл. 3), размеры (табл. 4, 5) и строение, как и в глубже расположенных клетках, дающих начало клеткам мезофилла. Однако уже со стадии деления клеток между сравниваемыми тканями появляются различия: абсолютный (табл. 2) и индивидуальный (табл. 3) объемы, линейные размеры (табл. 5) эпидермальных хлоропластов перестают увеличиваться (увеличение на стадии роста растяжением происходит за счет накопления в пластидах запасного крахмала, когда парциальный объем крахмальных зерен в них занимает почти треть объема пластиды) (табл. 6, 7). В противоположность эпидермису, хлоропласты мезофилла интенсивно растут и по парциальному (табл. 1), и абсолютному (табл. 2) объемам, а также по величине (табл. 4 и 5). Максимальных значений по этим показателям мезофилльные хлоропласты достигают в закончивших рост листьях, характеризующихся максимальной интенсивностью фотосинтеза. На этой стадии они являются преобладающими компонентами цитоплазмы, объем

ТАБЛИЦА 3

Динамика числа органелл в клетках верхнего эпидермиса (числитель) и мезофилла (знаменатель) в ходе жизненного цикла листа

Стадии жизненного цикла листа	Органеллы							
	Число хлоропластов		Число митохондрий		Число пероксисом		Число телец Гольджи	
	на срезе клетки	в целой клетке	на срезе клетки	в целой клетке	на срезе клетки	в целой клетке	на срезе клетки	в целой клетке
Закладки листа	7.8 ± 0.9 6.5 ± 0.3	52 44	12.2 ± 1.4 12.1 ± 0.7	129 119	0.5 ± 0.3 0.5 ± 0.1	6 6	1.2 ± 0.2 1.6 ± 0.2	5 8
Деления клеток	2.9 ± 0.2 7.9 ± 0.5	22 37	10.2 ± 0.4 9.1 ± 0.6	191 29	0.7 ± 0.1 2.4 ± 0.2	17 8	2.3 ± 0.2 1.6 ± 0.2	22 4
Растяжения клеток	2.7 ± 0.2 8.8 ± 0.5	26 17	5.6 ± 0.4 8.1 ± 1.1	145 31	0.4 ± 0.1 3.6 ± 0.6	20 20	1.4 ± 0.2 0.7 ± 0.2	29 2
Зрелости	1.4 ± 0.2 11.3 ± 0.5	18 18	6.4 ± 0.5 16.3 ± 1.4	225 102	0.3 ± 0.04 3.2 ± 0.6	25 16	1.0 ± 0.1 0.8 ± 0.3	28 5
Начала старения	1.4 ± 0.2 7.2 ± 0.4	21 17	6.2 ± 0.7 10.2 ± 1.4	181 66	0.2 ± 0.1 1.0 ± 0.2	9 5	0.6 ± 0.1 0.5 ± 0.1	25 2
Завершения старения	0.9 ± 0.2 6.7 ± 0.5	16 19	0.5 ± 0.1 1.5 ± 0.2	24 15	0.04 ± 0.04 0.2 ± 0.1	1 3	0.04 ± 0.04 0.1 ± 0.1	1 1

ТАБЛИЦА 4

Динамика объема (мкм^3) индивидуальных органелл клеток верхнего эпидермиса (числитель) и мезофилла (знаменатель) в ходе жизненного цикла листа

Органеллы	Стадии					
	1	2	3	4	5	6
Хлоропласты	0.06 0.07	1.37 3.69	3.61 15.3	1.35 24.34	1.42 7.93	0.82 3.92
Митохондрии	0.05 0.06	0.09 0.19	0.10 0.36	0.12 0.39	0.06 0.11	0.08 0.10
Пероксисомы	0.02 0.02	0.03 0.06	0.03 0.31	0.02 0.82	0.01 0.45	0.01 0.08
Тельца Гольджи	0.06 0.08	0.07 0.12	0.10 0.10	0.04 0.12	0.04 0.06	0.04 0.06

Примечание. Стадии 1—6 — см. табл. 1.

ТАБЛИЦА 5

Динамика линейных размеров (мкм) органелл клеток верхнего эпидермиса (числитель) и мезофилла (знаменатель) в ходе жизненного цикла листа

Стадии	Ядро		Хлоропласты		Митохондрии	
	больший	меньший	диаметр	толщина	длина	толщина
Закладки листа	6.62 ± 0.45 6.52 ± 0.21	6.43 ± 0.48 6.14 ± 0.23	1.0 ± 0.10 0.94 ± 0.05	0.40 ± 0.02 0.39 ± 0.01	0.60 ± 0.04 0.63 ± 0.02	0.30 ± 0.02 0.36 ± 0.01
Деления клеток	6.45 ± 0.41 6.33 ± 0.24	5.06 ± 0.39 4.94 ± 0.13	1.82 ± 0.06 3.64 ± 0.14	0.79 ± 0.04 0.70 ± 0.03	0.66 ± 0.02 0.95 ± 0.05	0.41 ± 0.01 0.50 ± 0.02
Растяжения клеток	6.06 ± 0.39 6.52 ± 0.22	4.75 ± 0.36 4.14 ± 0.21	2.45 ± 0.13 5.38 ± 0.18	1.15 ± 0.10 1.32 ± 0.04	0.66 ± 0.04 1.04 ± 0.09	0.46 ± 0.01 0.66 ± 0.02
Зрелости	5.87 ± 0.33 6.12 ± 0.51	4.82 ± 0.28 3.93 ± 0.52	1.95 ± 0.09 6.54 ± 0.15	0.68 ± 0.04 1.38 ± 0.05	0.70 ± 0.04 1.02 ± 0.03	0.45 ± 0.01 0.70 ± 0.02
Начала старения	5.47 ± 0.52 5.82 ± 0.44	4.26 ± 0.38 3.91 ± 0.35	1.80 ± 0.06 5.14 ± 0.12	0.84 ± 0.03 1.31 ± 0.05	0.54 ± 0.04 0.84 ± 0.06	0.39 ± 0.01 0.41 ± 0.01
Завершения старения	3.98 ± 0.32 2.62 ± 0.42	3.27 ± 0.29 2.11 ± 0.55	1.25 ± 0.03 2.14 ± 0.01	1.01 ± 0.05 1.78 ± 0.03	0.62 ± 0.03 0.56 ± 0.02	0.39 ± 0.03 0.47 ± 0.02

ТАБЛИЦА 5 (*продолжение*)

Стадии	Пероксисомы		Тельца Гольджи	
	длина	толщина	диаметр	толщина
Закладки листа	0.40 ± 0.2 0.36 ± 0.05	0.20 ± 0.01 0.20 ± 0.01	0.80 ± 0.03 0.79 ± 0.01	0.10 ± 0.01 0.16 ± 0.01
Деления клеток	0.52 ± 0.08 0.65 ± 0.06	0.24 ± 0.01 0.29 ± 0.02	0.82 ± 0.02 0.95 ± 0.29	0.14 ± 0.01 0.18 ± 0.05
Растяжения клеток	0.51 ± 0.07 0.82 ± 0.04	0.21 ± 0.02 0.60 ± 0.03	0.81 ± 0.04 0.77 ± 0.22	0.20 ± 0.01 0.21 ± 0.04
Зрелости	0.39 ± 0.05 1.19 ± 0.03	0.30 ± 0.04 0.81 ± 0.03	0.57 ± 0.02 0.93 ± 0.04	0.14 ± 0.09 0.18 ± 0.01
Начала старения	0.26 ± 0.01 0.88 ± 0.10	0.21 ± 0.01 0.70 ± 0.04	0.56 ± 0.11 0.75 ± 0.02	0.16 ± 0.03 0.20 ± 0.01
Завершения старения	0.27 ± 0.03 0.48 ± 0.04	0.23 ± 0.02 0.40 ± 0.05	0.49 ± 0.16 0.68 ± 0.03	0.20 ± 0.05 0.16 ± 0.01

ТАБЛИЦА 6

Динамика парциального объема (%) компонентов хлоропластов клеток верхнего эпидермиса (числитель) и мезофилла (знаменатель) в ходе жизненного цикла листа

Компоненты хлоропластов	Стадии жизненного цикла				
	2	3	4	5	6
Оболочка	$\frac{5.6 \pm 0.5}{6.4 \pm 0.4}$	$\frac{4.2 \pm 1.3}{5.8 \pm 0.7}$	$\frac{5.2 \pm 0.7}{4.2 \pm 0.3}$	$\frac{5.6 \pm 0.8}{4.9 \pm 0.1}$	$\frac{5.5 \pm 0.5}{5.0 \pm 0.3}$
Граны	$\frac{6.0 \pm 0.5}{13.8 \pm 1.9}$	$\frac{4.9 \pm 0.5}{21.9 \pm 1.8}$	$\frac{11.2 \pm 0.9}{24.6 \pm 2.0}$	$\frac{10.2 \pm 0.8}{15.5 \pm 1.1}$	$\frac{1.3 \pm 0.3}{3.9 \pm 1.1}$
Межгранные тилакоиды	$\frac{1.5 \pm 0.1}{5.0 \pm 1.0}$	$\frac{1.3 \pm 0.1}{9.4 \pm 1.0}$	$\frac{1.8 \pm 0.1}{5.7 \pm 0.2}$	$\frac{2.7 \pm 0.2}{5.2 \pm 0.1}$	$\frac{3.5 \pm 0.08}{5.3 \pm 0.6}$
Крахмальные зерна	$\frac{14.9 \pm 1.3}{4.5 \pm 2.3}$	$\frac{30.7 \pm 2.98}{1.6 \pm 0.6}$	$\frac{1.5 \pm 0.2}{12.7 \pm 0.8}$	$\frac{1.1 \pm 0.2}{6.1 \pm 0.1}$	$\frac{0.7 \pm 0.04}{3.5 \pm 1.0}$
Периферический ретикулум	$\frac{1.8 \pm 0.2}{1.1 \pm 0.2}$	$\frac{0.4 \pm 0.04}{0.6 \pm 0.2}$	$\frac{0.1 \pm 0.02}{0.3 \pm 0.1}$	$\frac{0.2 \pm 0.04}{0.6 \pm 0.1}$	$\frac{0.2 \pm 0.03}{0.12 \pm 0.1}$
Пластоглобулы	$\frac{1.3 \pm 0.4}{0.4 \pm 0.2}$	$\frac{0.8 \pm 0.04}{0.6 \pm 0.2}$	$\frac{10.3 \pm 1.7}{2.1 \pm 0.6}$	$\frac{18.2 \pm 2.1}{14.4 \pm 0.1}$	$\frac{50.6 \pm 6.8}{45.1 \pm 2.8}$
Строма	$\frac{68.6 \pm 3.8}{68.8 \pm 2.3}$	$\frac{57.4 \pm 5.1}{60.2 \pm 3.1}$	$\frac{69.9 \pm 3.1}{50.5 \pm 2.3}$	$\frac{62.0 \pm 5.2}{53.3 \pm 0.1}$	$\frac{38.2 \pm 7.1}{37.1 \pm 2.6}$

Примечание. Стадии 2—6 — см. табл. 1.

их на клетку более чем в 10 раз превышает таковой эпидермальных хлоропластов (табл. 2), средний диаметр 1 хлоропласта — в 3.3 раза (табл. 5). Однако по числу хлоропластов в клетке эпидермис достоверно не отличается от мезофилла (табл. 3). Как и в мезофилле, репликация пластид в эпидермисе прекращается с прекращением деления клеток.

ТАБЛИЦА 7

Динамика объема (мкм^3) на клетку компонентов хлоропластов клеток верхнего эпидермиса (числитель) и мезофилла (знаменатель) в ходе жизненного цикла листа

Компоненты хлоропластов	Стадии жизненного цикла				
	2	3	4	5	6
Оболочка	$\frac{2.3}{8.7}$	$\frac{3.7}{15.1}$	$\frac{2.1}{18.4}$	$\frac{2.2}{12.4}$	$\frac{1.0}{3.7}$
Граны	$\frac{2.4}{18.9}$	$\frac{4.3}{56.9}$	$\frac{4.6}{107.8}$	$\frac{3.9}{39.3}$	$\frac{0.2}{2.9}$
Межгранные тилакоиды	$\frac{0.6}{6.8}$	$\frac{1.1}{24.4}$	$\frac{0.7}{25.0}$	$\frac{1.1}{13.2}$	$\frac{0.6}{4.0}$
Крахмальные зерна	$\frac{6.0}{6.1}$	$\frac{26.8}{4.2}$	$\frac{0.6}{55.7}$	$\frac{0.4}{15.5}$	$\frac{0.1}{2.6}$
Периферический ретикулум	$\frac{0.7}{1.5}$	$\frac{0.4}{1.6}$	$\frac{0.1}{1.3}$	$\frac{0.1}{1.5}$	$\frac{<0.1}{0.1}$
Пластоглобулы	$\frac{0.5}{0.5}$	$\frac{0.7}{1.6}$	$\frac{4.2}{9.2}$	$\frac{7.0}{36.5}$	$\frac{9.6}{33.6}$
Строма	$\frac{27.6}{94.0}$	$\frac{50.1}{156.3}$	$\frac{22.2}{221.3}$	$\frac{21.0}{135.1}$	$\frac{7.2}{27.7}$

Примечание. Стадии 2—6 — см. табл. 1.

ТАБЛИЦА 8

Динамика параметров тилакоидной системы, крахмальных зерен и пластоглобул хлоропластов клеток верхнего эпидермиса (числитель) и мезофилла (знаменатель) в ходе жизненного цикла листа

Параметры	Стадии жизненного цикла			
	2	3	4	6
Число гран на срез пластиды	$\frac{9.9 \pm 0.2}{12.4 \pm 1.3}$	$\frac{9.3 \pm 0.3}{21.2 \pm 1.5}$	$\frac{13.4 \pm 0.2}{27.5 \pm 1.0}$	$\frac{0.8 \pm 0.1}{0.7 \pm 0.1}$
Диаметр гран, мкм	$\frac{0.3 \pm 0.02}{0.5 \pm 0.02}$	$\frac{0.3 \pm 0.02}{0.5 \pm 0.02}$	$\frac{0.2 \pm 0.01}{0.5 \pm 0.02}$	$\frac{0.2 \pm 0.01}{0.7 \pm 0.01}$
Число тилакоидов в гране	$\frac{2.5 \pm 0.2}{4.1 \pm 0.2}$	$\frac{2.4 \pm 0.3}{5.6 \pm 0.2}$	$\frac{2.8 \pm 0.2}{11.6 \pm 0.8}$	$\frac{2.1 \pm 0.3}{7.7 \pm 0.7}$
Число крахмальных зерен на срез пластиды	3.7 ± 0.2	4.1 ± 0.3	0.4 ± 0.04	<0.1
Размер крахмальных зерен, мкм:				
— больший	0.4 ± 0.03	0.8 ± 0.09	0.2 ± 0.03	0
— меньший	0.2 ± 0.03	0.3 ± 0.03	0.1 ± 0.02	0
Число пластоглобул на срез пластиды	$\frac{3.8 \pm 0.3}{4.6 \pm 0.4}$	$\frac{3.5 \pm 0.2}{5.8 \pm 0.4}$	$\frac{7.6 \pm 0.7}{6.9 \pm 0.7}$	$\frac{11.8 \pm 1.1}{10.0 \pm 0.5}$
Диаметр пластоглобул, мкм	$\frac{0.08 \pm 0.004}{0.07 \pm 0.004}$	$\frac{0.09 \pm 0.008}{0.07 \pm 0.003}$	$\frac{0.13 \pm 0.011}{0.17 \pm 0.008}$	$\frac{0.23 \pm 0.012}{0.44 \pm 0.032}$

Примечание. Стадии 2—6 — см. табл. 1.

Помимо небольшой величины, эпидермальные пластиды *P. deltoides* отличаются от мезофилльных более разнообразными формой и ориентацией по отношению к стенкам клетки. По внутренней структуре хлоропласты сравниваемых тканей также резко различаются. В эпидермисе тилакоидная система хлоропластов развита значительно слабее, хотя она и увеличивается по мере роста листа (табл. 6—8). Уже на стадии роста листа путем деления клеток наблюдается более чем двукратная разница в степени развития внутренних мембран в пользу мезофилла. В эпидермальных хлоропластах закончивших рост листьев число и размер гран (мест локализации фотосистемы II) существенно ниже, сами граны мельче и по диаметру (в 2.5 раза), и по высоте (в 4 раза). Обычное число тилакоидов в гранах 2—3, тогда как в мезофилле нередки граны из 20 и более тилакоидов. Не меньшая разница в пользу мезофилла наблюдается и в отношении межгранных тилакоидов (мест локализации фотосистемы I).

В хлоропластах эпидермиса пластоглобулы (места отложения не зеленых пигментов и липидов пластид) начинают бросаться в глаза уже в закончивших рост листьях, тогда как в мезофилле они становятся заметным компонентом хлоропластов лишь в начавших стареть листьях (табл. 6). Однако число пластоглобул на срезе хлоропласта и их диаметр в клетках эпидермиса приблизительно такие же, как в мезофилле (табл. 8), а их объем на клетку в мезофилле даже значительно превышает таковой в эпидермисе начиная со стадии роста листа растяжением (табл. 7). Это противоречие объясняется меньшим размером эпидермальных хлоропластов. С этим же связан и тот факт, что при сходном на всех стадиях относительном объеме стромы (табл. 6) абсолютный ее объем в клетке у хлоропластов эпидермиса всегда в несколько раз меньше, чем у хлоропластов мезофилла (табл. 7). Полученные данные о структуре тилакоидной системы и ее динамике (в обеих тканях достигает максимума развития в закончивших рост листьях) свидетельствуют о том, что хлоропласты эпидермиса листьев тополя способны к фотосинтезу. Однако вряд ли хлоропласты эпидермиса вносят существенный вклад в фотосинтез листа.

Крахмал в хлоропластах эпидермиса растущих листьев представлен 3—4 (на срез пластиды) мелкими крахмальными зернами (табл. 8). Крахмалонакопление в сравниваемых тканях имеет различную динамику в ходе роста листа (табл. 6, 7). В эпидермисе оно прогрессивно увеличивается, достигая максимума (почти 1/3 объема хлоропласта) в хлоропластах листьев, растущих растяжением. После этого (начиная с закончивших рост листьев) крахмала в пластидах практически не образуется (табл. 6, 7). В редких случаях, когда крахмальные зерна сохраняются, величина их еще более сокращается (табл. 8). В хлоропластах мезофилла растущих листьев крахмала почти нет, по завершении роста наступает максимум крахмалонакопления (табл. 6, 7), образуется 1—2 (на срез пластиды) крупных (диаметром 3—5 мкм) крахмальных зерна. Разница в динамике накопления крахмала может объясняться тем, что в эпидермисе растущих растяжением листьев, когда крахмал находится в максимуме, он образуется из сахаров, поступающих из других тканей, и используется в процессе роста (вторичный крахмал). В мезофилле источником крахмала являются сахара, образующиеся в хлоропластах in situ в процессе фотосинтеза (первичный крахмал), и максимум крахмалонакопления наблюдается в закончивших рост листьях.

Интересно отметить, что у *Arabidopsis thaliana* пластиды эпидермиса закончивших рост листьев — типичные хлоропласты линзовидной формы с хорошо развитой тилакоидной системой (Васильев, 2001). По величине (средние диаметр 4.2 ± 0.3 мкм, высота 0.9 ± 0.03 мкм, объем 6.9 мкм^3) они в несколько раз превосходят эпидермальные хлоропласты тополя. У хлоропластов клеток эпидермиса *Arabidopsis thaliana* площадь поверхности тилакоидных мембран, включающих хорошо развитые граны, в расчете на 1 мкм^3 их внутреннего объема лишь ненамного ниже, чем в хлоропластах палисадного мезофилла. Эта разница в пользу последних оказывается значительно (в 4.3 раза) выше, если пересчитать мембраны на пластиду, поскольку в мезофилле объем 1 хлоропласта во много раз больше. Как и у тополя, спецификой эпидермальных хлоропластов у *Arabidopsis* является обычное отсутствие в них крахмала, однако по величине и частоте встречаемости пластоглобул они сходны с хлоропластами мезофилла.

В отличие от других органелл при старении число эпидермальных хлоропластов на клетку, как и пластид мезофилла, достоверно не уменьшается (табл. 3). Сокращаются относительный (табл. 1) и абсолютный объемы в клетке (в 2.1 раза, табл. 2), как и величина самих органелл (табл. 4, 5), но значительно меньше, чем в мезофилле. В результате в желтых (стадия завершения старения) листьях объем пластид, превратившихся в геронтопласты, в 1 эпидермальной клетке в 8.5 раз меньше объема цитозоля, тогда как в клетке мезофилла, напротив, общий объем геронтопластов в 1.5 раза больше (табл. 2). Как и в мезофилле, геронтопласты принимают форму, близкую к сферической, за счет преимущественного сокращения их диаметра по сравнению с толщиной (табл. 5). Как и в мезофилле, редуцируется их тилакоидная система. Парциальный объем гран (табл. 6) сокращается больше, чем в пластидах мезофилла: в 8.6 раза по сравнению с 6.3, абсолютный объем (табл. 7), напротив, меньше: в 23 раза против 37 в мезофилле. Это происходит в обеих тканях главным образом за счет сокращения числа гран и в меньшей степени их высоты (табл. 8). Межгранные тилакоиды в обоих случаях оказались более стабильными, чем тилакоиды гран.

Как и в мезофилле, при старении листьев в клетках эпидермиса происходит накопление материала пластоглобул, в геронтопластах обеих тканей они становятся доминирующим компонентом (табл. 6, 7). При этом при примерно одинаковом числе глобул на срез пластиды их диаметр в эпидермисе в 2 раза меньше, чем в мезофилле (табл. 8). Наряду с накоплением материала пластоглобул при старении происходит противоположный процесс — прогрессирующая убыль стромы пластид. По сравнению с закончившими рост листьями в геронтопластах эпидермиса желтых листьев объем стромы (табл. 7) уменьшается почти в 3 раза (в мезофилле — в 8).

Митохондрии. Эти органеллы в ходе роста листа в сравниваемых тканях имеют разную динамику. В клетках эпидермиса на всех изученных стадиях доля митохондрий значительно ниже, чем в клетках мезофилла, и постоянно снижается в онтогенезе листа, тогда как в мезофилле на протяжении трех стадий внепочечного роста она остается постоянной (табл. 1). Сами органеллы в эпидермисе значительно мельче, причем величина их в ходе роста листа почти не возрастает, тогда как в мезофилле они заметно растут (табл. 4) как в длину, так и в толщину (табл. 5). Однако абсолютный объем (табл. 2) и число (табл. 3) митохондрий на клетку в эпидермисе — существенно выше. В клетках эпидермиса и мезофилла закончивших рост листьев числа на клетку хлоропластов и митохондрий находятся в соотношении 1 : 12.5 и 1 : 5.7 соответственно, а объемы — в соотношении 1 : 1.2 и 1 : 0.1. Разница в пользу митохондрий клеток эпидермиса объясняется не только и не столько бóльшим объемом цитоплазмы эпидермальных клеток (табл. 2), сколько значительно более высоким по сравнению с мезофиллом содержанием в ней этих органелл (0.09 и 0.05 в 1 мкм^3 соответственно). По степени развития внутренних митохондриальных мембран на единицу объема органеллы и на всю клетку эпидермис также превосходит мезофилл (табл. 9). Правда, в пересчете на 1 митохондрию площадь поверхности мембран в эпидермисе ниже, что объясняется меньшей величиной органелл (табл. 4). Полученные данные свидетельствуют о том, что эпидермис по митохондриям на всех стадиях превосходит мезофилл — основание для предположения о большей активности этого компонента клетки в первой ткани по сравнению со второй. По глазомерной оценке, более развитая по сравнению

ТАБЛИЦА 9

Динамика поверхностной плотности внутренних мембран митохондрий клеток верхнего эпидермиса (числитель) и мезофилла (знаменатель) в ходе жизненного цикла листа

Стадия жизненного цикла	Площадь поверхности внутренних мембран, мкм^2		
	в 1 мкм^3 объема митохондрии	в 1 митохондрии	во всех митохондриях клетки
Закладки листа	25.6 ± 1.2 19.9 ± 1.0	1.3 1.2	346 300
Деления клеток	34.1 ± 0.3 23.9 ± 0.9	3.1 4.5	1040 557
Растяжения клеток	33.1 ± 2.1 23.3 ± 1.2	3.3 8.4	1092 711
Зрелости	27.5 ± 2.2 21.6 ± 1.0	3.3 8.4	1304 918
Начала старения	34.4 ± 0.4 29.8 ± 1.0	2.1 3.3	939 632
Завершения старения	32.9 ± 1.9 30.6 ± 1.2	2.6 3.1	92 52

с мезофиллом система крист характерна и для клеток митохондрий эпидермиса некоторых других растений (Мирославов, 1974). В целом у тополя максимального развития митохондриом эпидермиса, как и мезофилла, достигает в закончивших рост листьях, когда фотосинтез наивысший.

Старение листьев характеризуется, в том числе, падением таких показателей эпидермиса, как относительный и абсолютный объемы митохондриома (табл. 1, 2), число (табл. 3) и величина митохондрий (табл. 4 и 5), площадь поверхности крист в пересчете на органеллу и клетку (табл. 9). Так, объем митохондрий на клетку эпидермиса в процессе старения уменьшается в 17 раз (мезофилла — в 25), число — в 9 (7), индивидуальный объем — в 2 (4). Однако степень развития крист в митохондриях обеих тканей даже несколько увеличивается (табл. 9), что объясняется преимущественным уменьшением объема органелл («съеживанием» за счет убыли матрикса), а не новообразованием внутренних мембран. Таким образом, в эпидермисе наблюдаются сходные с мезофиллом закономерности динамики митохондриома при старении. Как и в мезофилле, уменьшение числа митохондрий и сохранение неизменной степени развития внутренних мембран у немногих остающихся до отмирания клетки органелл являются в эпидермисе признаками, отличающими их старение от старения хлоропластов, для которых характерными являются сохранение постоянства числа этих органелл и разрушение их внутренних мембран.

Пероксисомы. На всех изученных стадиях эти органеллы остаются наименее развитым компонентом клеток эпидермиса (табл. 1, 2), в ходе роста листа, как и хлоропласты, они не растут, а только делятся (табл. 3), при этом на стадии зрелости их величина (табл. 4, 5) и объем на клетку (табл. 2) даже сокращаются. Суммарный объем пероксисом в клетке эпидермиса закончившего рост листа в 66 раз меньше, чем в клетке мезофилла (табл. 2). В отличие от мезофилла пероксисомы эпидермиса никогда не контактируют с хлоропластами. И хотя число пероксисом на клетку обычно больше их числа в мезофилле (табл. 3), их мелкие размеры, динамика и отсутствие контакта с хлоропластами свидетельствуют о том, что они не участвуют в фотодыхании в отличие от мезофилльных пероксисом. Для нелистовых пероксисом известно (Kindl, 1993), что в них происходит окисление жирных кислот до ацетилкофермента А. Возможно, что эту функцию они выполняют и в эпидермисе листьев тополя. При старении листьев величина пероксисом продолжает сокращаться (табл. 4), уменьшается также их число на клетку (табл. 3). Но и в листьях на завершающей стадии старения в эпидермисе сохраняется по крайней мере 1 пероксисома на клетку.

Эндомембранная система. Эндоплазматический ретикулум на всех стадиях в клетках эпидермиса, как и мезофилла, слабо развит (табл. 1, 2). При этом по мере роста листа доля ЭР в клетках эпидермиса падает и в зрелом листе как парциальный, так и абсолютный объемы его минимальны. Тем не менее содержание ЭР в пересчете на единицу объема цитоплазмы в эпидермисе оказывается более чем в 2.5 раза выше, чем в мезофилле (табл. 2). На срезах ретикулярные элементы имеют вид редких коротких и длинных цистерн с немногочисленными мембранно-связанными полисомами. При старении листа содержание ЭР продолжает падать. Данный факт свидетельствует о снижении синтеза (вплоть до его прекращения) белков лизосом, осуществляемом связанными с мембранами ЭР рибосомами. Это подтверждает высказанное ранее (Васильев, 1997) предположение, что лизосомная система клеток *Populus deltoides* в элиминации большинства органелл, происходящем при старении, не участвует.

Число телец Гольджи на клетку в эпидермисе всегда в несколько раз выше, чем в мезофилле (табл. 3), причем это объясняется не только бо́льшим размером клеток, но и бо́льшим содержанием телец Гольджи в единице объема цитоплазмы (табл. 2). По содержанию пузырьков на транс-стороне тельца варьируют независимо от стадии жизненного цикла листа. У некоторых телец секреторные пузырьки практически отсутствуют, у других они многочисленны, 3 типов: частые грануло-фибриллярные, 100—150 нм в диам., редкие окаймленные, 50—60 нм, и голые, 30—40 нм (пузырьки, потерявшие окаймление). Пузырьки (кроме окаймленных) встречаются по всей цитоплазме. Иногда можно видеть картины включения мелких пузырьков в вакуоль. Эти пузырьки, вероятно, содержат кислые гидролазы, т. е. являются первичными лизосомами, переносящими гидролитические ферменты из аппарата Гольджи в центральную вакуоль.

Заключение

Проведенная работа позволила выявить тканеспецифические (по сравнению с мезофиллом) признаки ультраструктуры клеток эпидермиса в анаболическую фазу развития листа. К этим признакам, в частности, относятся преобладание в цитоплазме цитозоля, а не хлоропластов, более высокое содержание митохондрий, их более протяженные кристы, наличие мелких хлоропластов со значительно слабее развитой тилакоидной системой, рудиментарных пероксисом. Наличие более активного митохондриома в эпидермисе по сравнению с мезофиллом может быть связано с большей нагрузкой на митохондрии в энергетическом обеспечении клетки, обусловленной слабым фотосинтетическим фосфорилированием в рудиментарных хлоропластах.

В отличие от анаболического периода онтогенеза листьев, количественные изменения в катаболическом периоде (старение) в обеих тканях протекают в общем сходно. Они характеризуются постепенной убылью содержания всех органелл и цитозоля. При этом уменьшается как объем, так и число митохондрий, пероксисом, телец Гольджи, элементов ретикулума, что обусловливает увеличение вакуолизации при старении. В хлоропластах редуцируется тилакоидная система и подобно всем другим клеточным компонентам уменьшается их объем, однако их число остается постоянным вплоть до отмирания клетки. Важно отметить, что как в эпидермисе, так и в мезофилле остающиеся компоненты продолжают выполнять свои функции. Это позволяет осуществлять контролируемый симплазматический транспорт высвобождающихся веществ во флоэму желтеющих листьев, а оттуда — в запасающие ткани стеблей и корней вплоть до автолиза клеток листа, после которого отток происходить уже не может. Наблюдается запрограммированная клеточная смерть желтых листьев.

Данные об уменьшении размера и числа органелл при старении другие авторы получили только по хлоропластам. Поэтому в недавно опубликованном обзоре по старению листьев P. O. Lim с соавт. (Lim et al., 2007), очевидно, не знающие данных по количественной ультраструктуре, допускают ошибку, считая, что старение в ультраструктурном плане выражается лишь в нарушении структуры хлоропластов; митохондрии, по их мнению, в процессе старения остаются интактными. На самом деле, структурным изменениям в процессе старения подвергаются все компоненты клеток листа (в том числе митохондрии). В частности, по моим опубликованным данным (Васильев, 1997), из клеток мезофилла тополя исчезает 85 митохондрий из 100, из клеток эпидермиса (по данным настоящей работы) — 89. В результате старения из клетки эпидермиса тополя исчезает 74 % ядерного материала, 54 — материала пластид, 94 — митохондрий, 65 % цитозоля. При этом у митохондрий и пероксисом уменьшается как число на клетку, так и их величина, у хлоропластов — только величина, у аппарата Гольджи — в основном число телец Гольджи. Lim с соавт. (2007) правы насчет сохранения интактной структуры митохондрий, однако они остались в неведении, что эти митохондрии — лишь очень небольшая часть из тех, что были в клетках закончивших рост листьев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Изменения структуры ядра клеток мезофилла в ходе развития листа тополя // Цитология. 1989. Т. 31. № 1. С. 15—22.

Васильев А. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа тополя *Populus deltoides* в ходе жизненного цикла. III. Палисадный мезофилл в ходе осеннего старения листа // Цитология. 1997. Т. 39. № 9. С. 794—808.

Васильев А. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Arabidopsis thaliana* в ходе дифференциации. 3. Замыкающие клетки устьиц // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 1—12.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*) в ходе жизненного цикла. 1. Апикальная меристема побега // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 7. С. 1—17.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*). 2. Палисадный мезофилл в ходе роста // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 9. С. 1—13.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Arabidopsis thaliana* в ходе дифференциации. 2. Палисадный мезофилл // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 3. С. 1—14.

Гамалей Ю. В. О дифференциации пластид и митохондрий в листе высших растений // Цитология. 1983. Т. 25. № 4. С. 395—405.

Гамалей Ю. В., Милашвили Т. Р. Системы распределения пластид в листьях двудольных // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1579—1593

Мирославов Е. А. Структура и функции эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., 1974. 120 с.

Мирославов Е. А. Эпидерма // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Ред. М. Ф. Данилова, Г. М. Козубов. Петрозаводск, 1980. С. 41—78.

Kindl H. Fatty acid degradation in plant peroxisomes: function and biosynthesis of enzymes involved // Biochimie. 1993. Vol. 75. N 2. P. 225—230.

Lim P. O., Kim H. J., Ham H. G. Leaf senescence // Ann. Rev. Plant Biol. 2007. Vol. 58. P. 115—136.

Steer M. W. Understanding cell structure. Cambridge, 1981. 126 p.

SUMMARY

An analysis of numerical characters of the epidermal cells at six stages of leaf development in comparison with the palisade mesophyll cells was made. It was established that in the epidermis the plastids ceased to grow in the leaves at the stage of cell division. Therefore the epidermal chloroplasts are significantly smaller than those of the mesophyll. However, their number is the same. In the fully grown leaves the total volume of the chloroplasts in the epidermal cell is nearly 11 times smaller than in the mesophyll cell. The thylakoid system is much poorlier developed, but the plastoglobuli are more prominent. The content of the mitochondria and the length of cristae are higher but the organelles themselves are smaller. Judging by morphometrical data, in both tissues the maximal activity of mitochondria and chloroplasts is reached in fully grown leaves. The activity of the mitochondria at all stages is higher and the activity of the chloroplasts is lower in the epidermis than in the mesophyll. Peroxisomes in the epidermis are dozens of times smaller, but their number per cell is a little more larger. The activity of the endomembrane system is very low and it falls as the leaf grows. The quantitative changes that occur during leaf senescence are similar in both tissues.

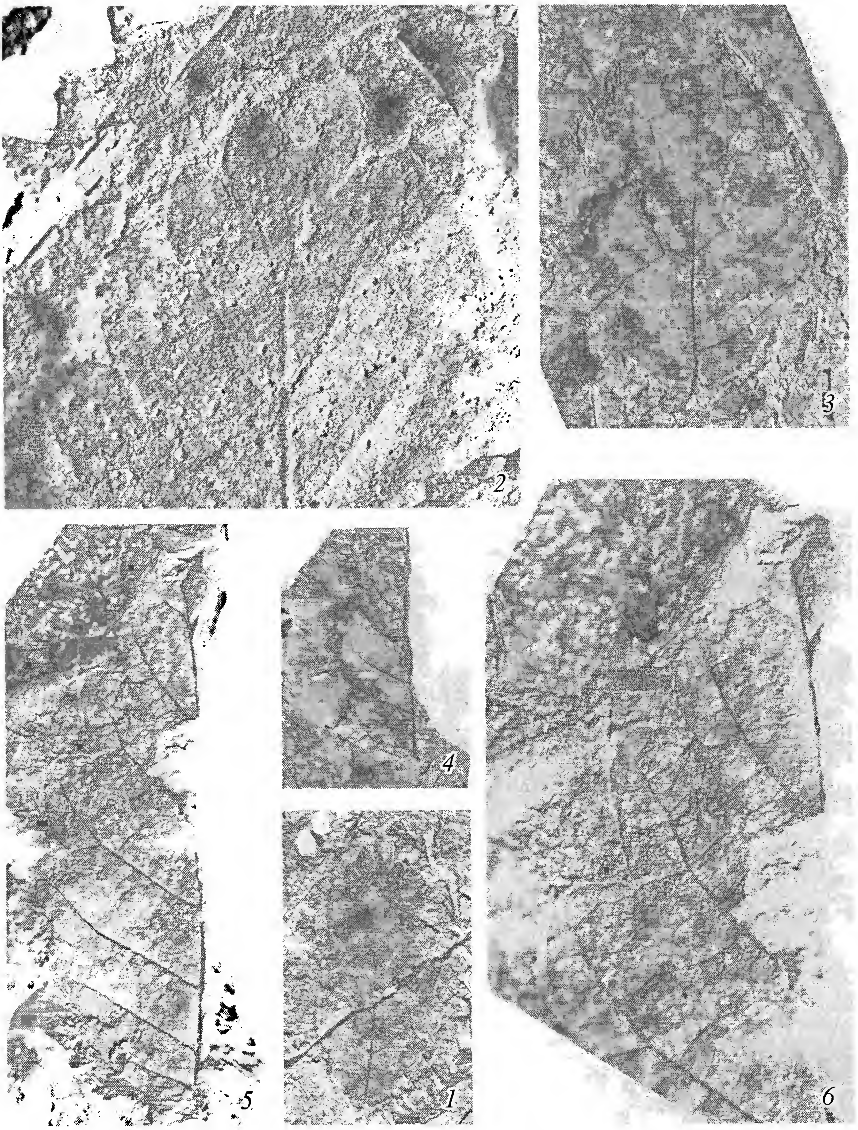


Таблица I. Листья ископаемой *Zelkova takahashii* (*1—6*) из верхнего эоцена горы Киин-Кериш.
1 — отп. 44, кол. 998а; *2* — то же, ×3; *3* — отп. 41, кол. 998; *4* — отп. 69, кол. 998Б; *5* — то же, ×3; *6* — то же, ×5.

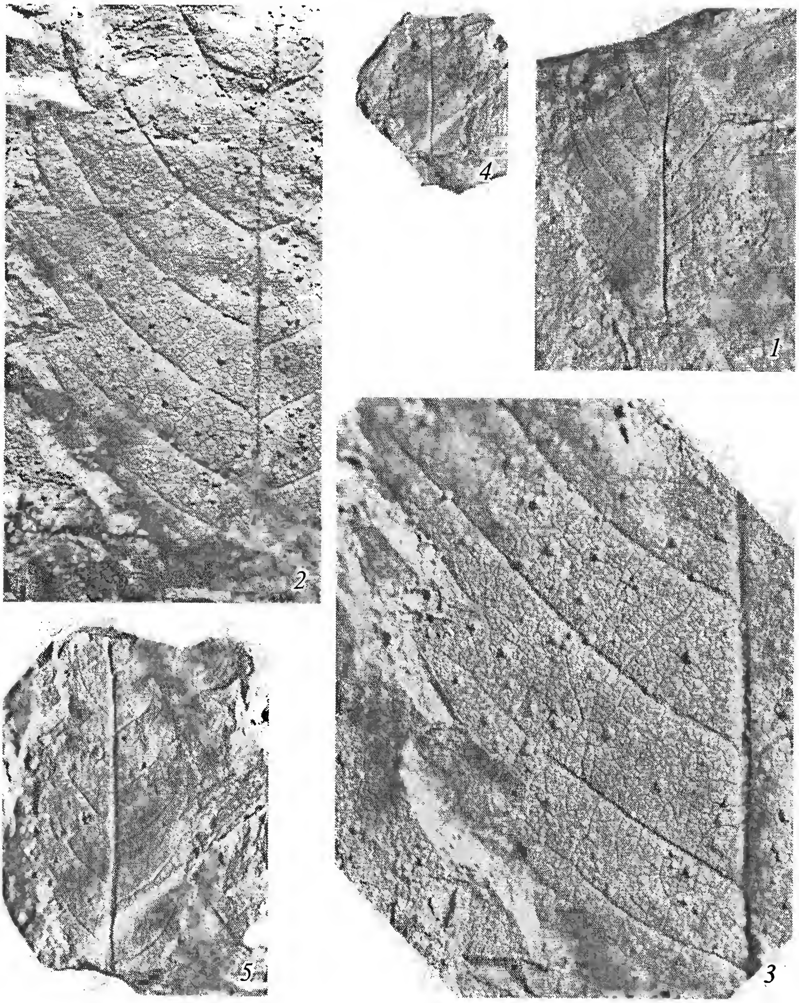


Таблица II. Листья ископаемой *Zelkova takahashii* (*1—5*) из верхнего эоцена горы Киин-Кериш.
1 — отп. 61, кол. 998б; *2* — то же, ×3; *3* — то же, ×5; *4* — отп. 106, кол. 998Б; *5* — то же, ×3.

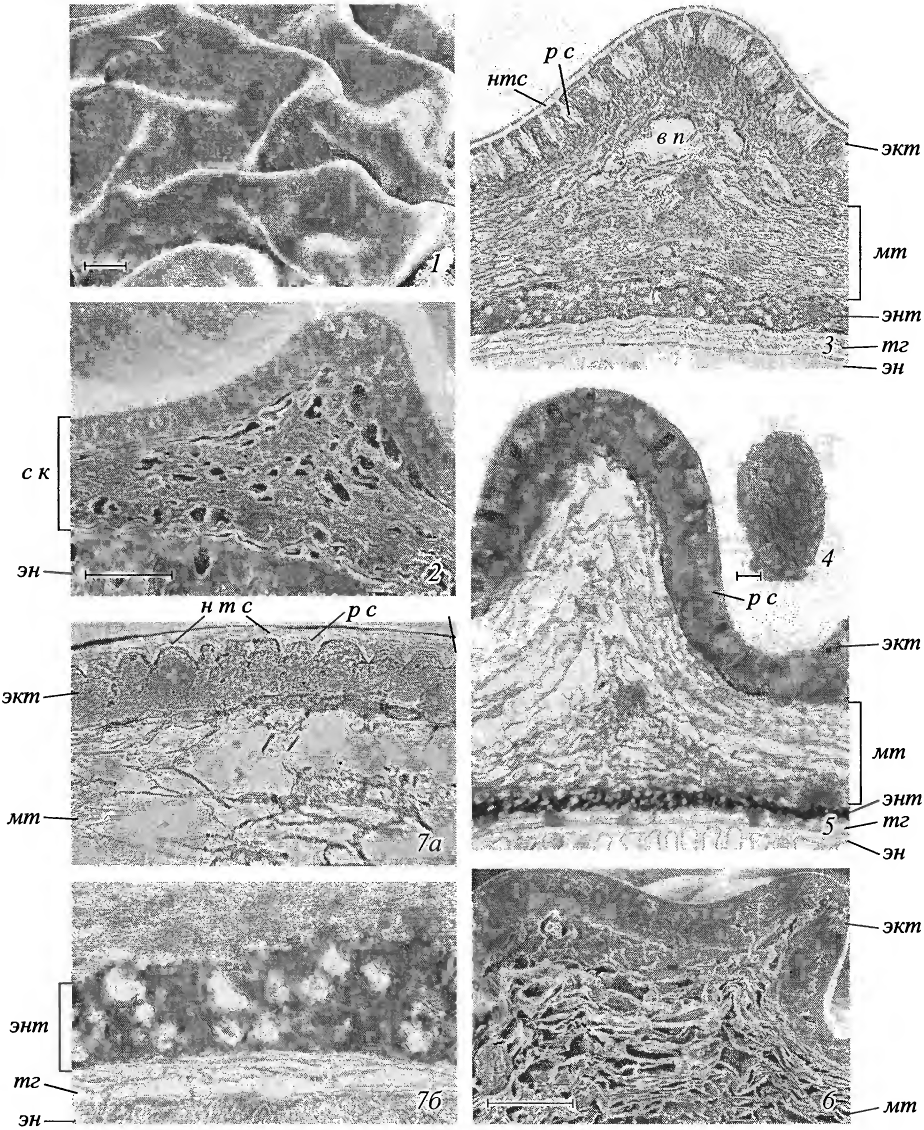


Таблица I. Строение семенной кожуры ирисов из подрода *Tenuifoliae*.

1—3 — *I. songarica*: *1* — поверхность семени, *2* — фрагмент поперечного скола семенной кожуры, *3* — семенная кожура на поперечном срезе; *4*, *5* — *I. tenuifolia*: *4* — внешний вид семени, *5* — семенная кожура на поперечном срезе; *6*, *7* — *I. anguifuga*: *6* — фрагмент поперечного скола семенной кожуры; *7* — наружный (*а*) и внутренний (*б*) фрагменты поперечного среза семенной кожуры. *1*, *2*, *4*, *6* — СЭМ, *3*, *5*, *7* — СМ; *в п* — воздушная полость, *мт* — мезотеста, *н т с* — наружная тангенциальная стенка клеток экзотесты, *р с* — радиальная стенка клеток экзотесты, *с к* — семенная кожура, *тг* — тегмен, *экт* — экзотеста, *эн* — эндосперм, *энт* — эндотеста. Масштабные линейки, мкм: *1—3*, *5—7* — 100, *4* — 1000.

К с. 1740

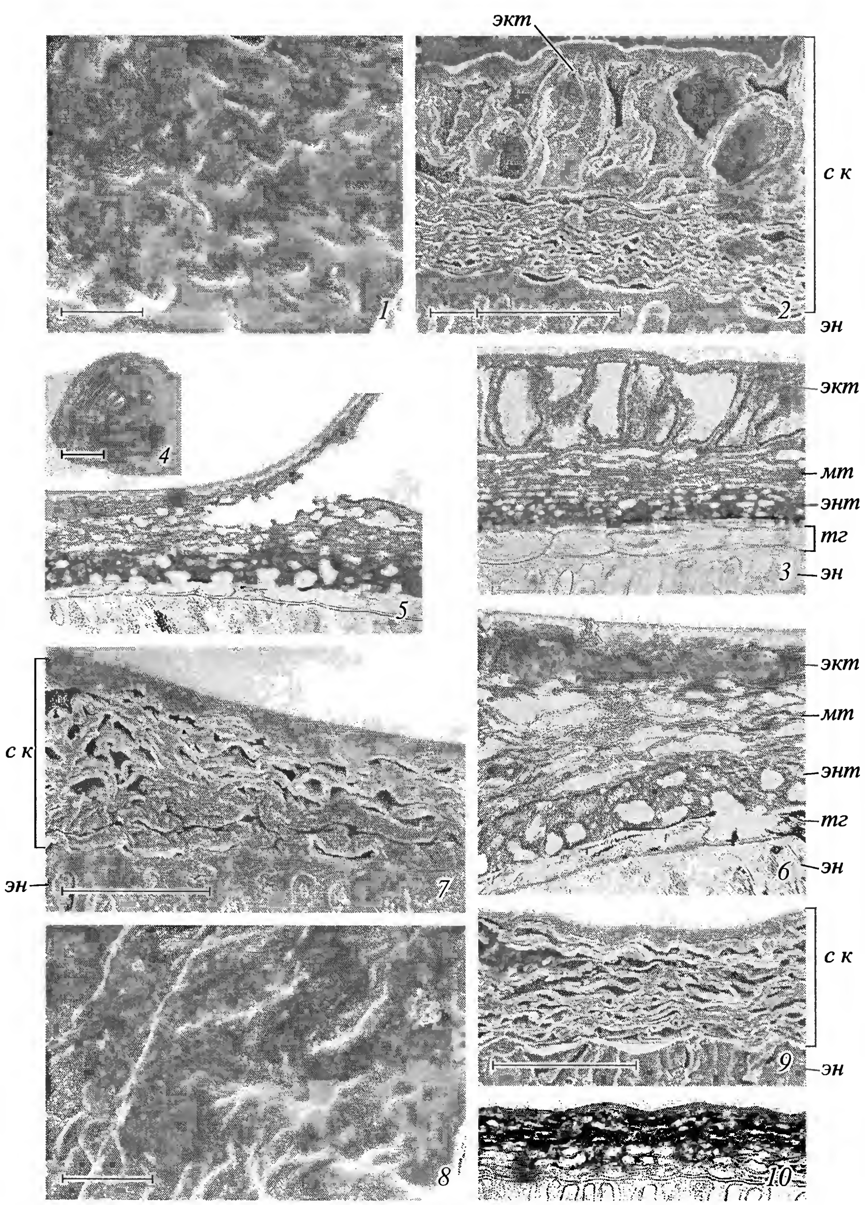


Таблица II. Строение семенной кожуры ирисов в подродах *Eremiris* и *Xyridion*.

1—3 — *I. lactea* (*Eremiris*): *1* — поверхность семени, *2* — фрагмент поперечного скола семенной кожуры, *3* — семенная кожура на поперечном срезе; *4—7* — *I. notha*: *4* — внешний вид семени; *5*, *7* — фрагменты поперечных срезов семенной кожуры при разном увеличении (*5* — расслаивание семенной кожуры); *6* — фрагмент поперечного скола семенной кожуры; *8—10* — *I. halophila*: *8* — поверхность семенной кожуры, *9* — фрагмент поперечного скола семенной кожуры, *10* — семенная кожура на поперечном срезе. *1*, *2*, *4*, *7*, *8*, *9* — СЭМ, *3*, *5*, *6*, *10* — СМ. Обозначения, как на табл. I. Масштабные линейки, мкм: *1—3*, *6—9* — 100; *4* — 1000.

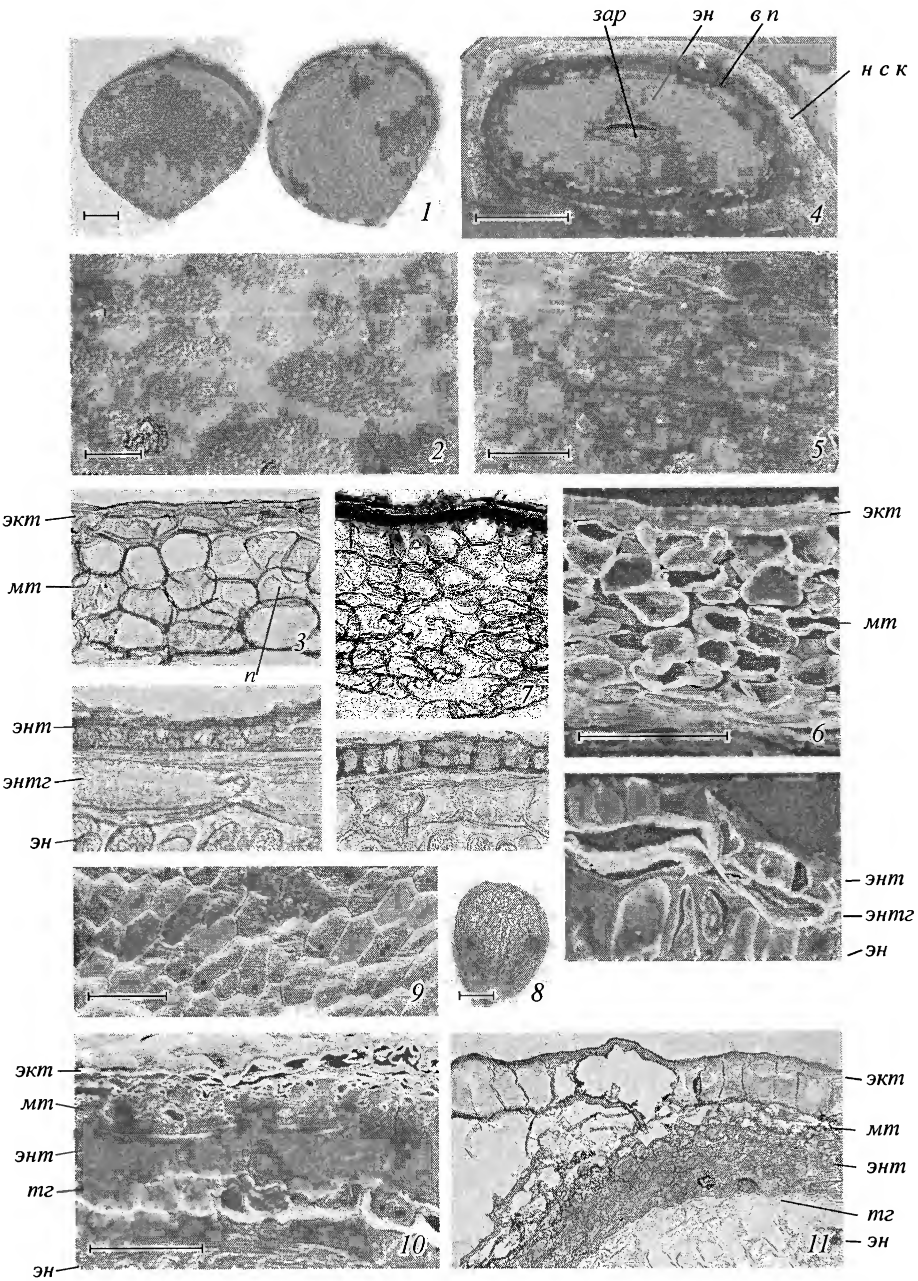


Таблица III. Строение семенной кожуры ирисов в сериях *Laevigatae* и *Sibiricae* (секция *Limniris* подрода *Limniris*).

1—3 — *I. pseudacorus*: *1* — внешний вид семени, *2* — поверхность семени, *3* — семенная кожура на поперечном срезе; *4—7* — *I. laevigata*: *4* — поперечный скол семени, *5* — поверхность семени, *6* — фрагмент поперечного скола семенной кожуры, *7* — семенная кожура на поперечном срезе; *8—11* — *I. chrysographes*: *8* — внешний вид семени, *9* — поверхность семени, *10* — фрагмент поперечного скола семенной кожуры, *11* — семенная кожура на поперечном срезе. *1*, *2*, *4*, *5*, *6*, *8*, *9*, *10* — СЭМ, *3*, *7*, *11* — СМ. *зар* — зародыш, *н с к* — наружные слои семенной кожуры, *п* — поры в оболочке клеток мезотесты, *энтг* — эндотегмен, остальные обозначения, как на табл. I. Масштабные линейки, мкм: *1*, *4*, *8* — 1000; *2*, *3*, *5—7*, *9—11* — 100.

К с. 1740

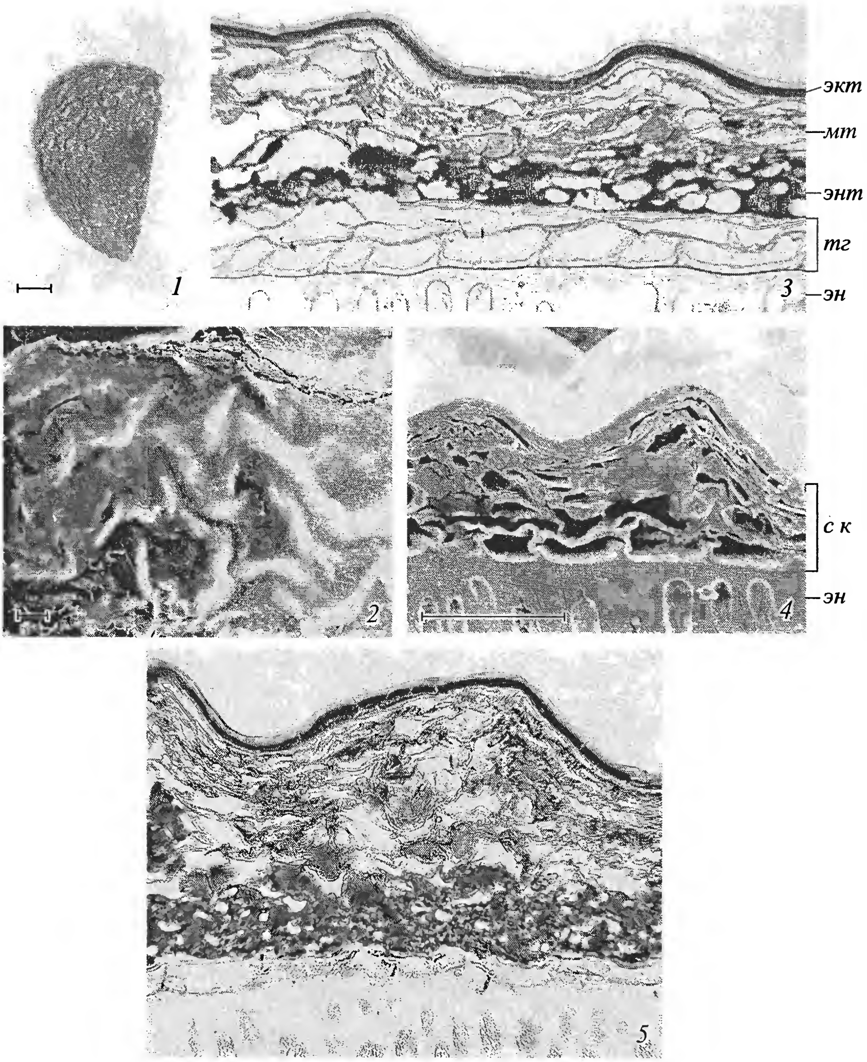


Таблица IV. Строение семенной кожуры у представителей подрода *Iris*.

1—4 — *I. imbricata*, *5* — *I. albertii*; *1* — внешний вид семени, *2* — поверхность семени, *3*, *5* — семенная кожура на поперечном срезе, *4* — фрагмент поперечного скола семенной кожуры. *1*, *2*, *4* — СЭМ, *3* — СМ. Остальные обозначения, как на рис. 1. Масштабные линейки, мкм: *1* — 1000, *2—5* — 100.

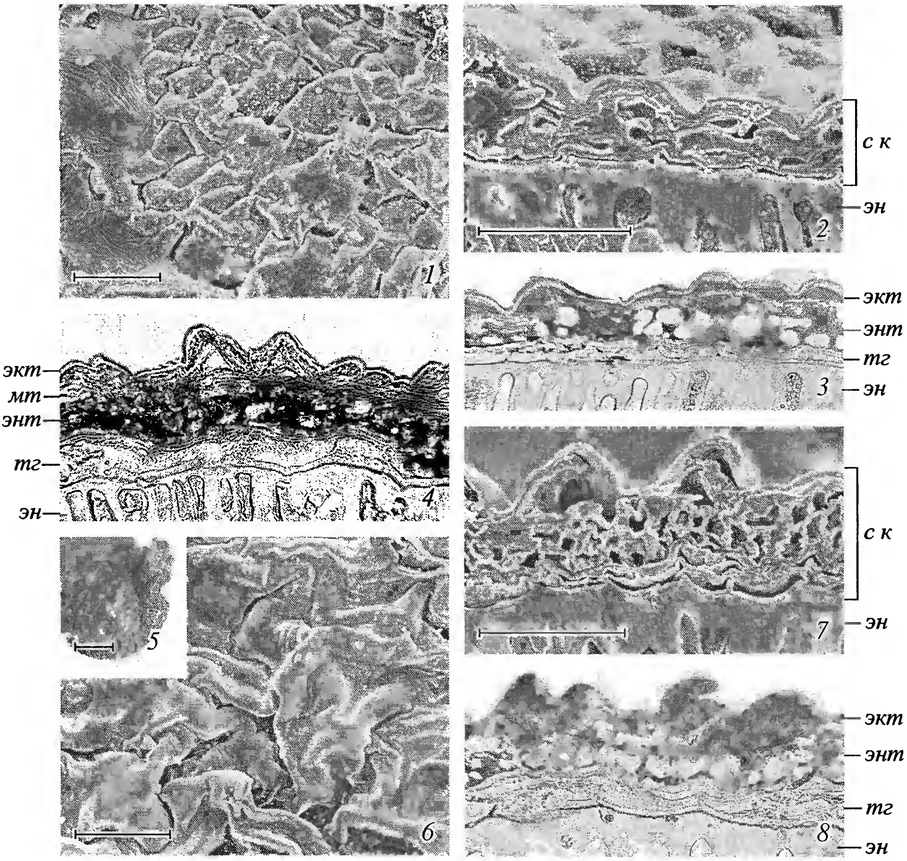
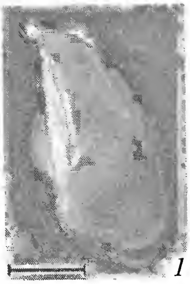
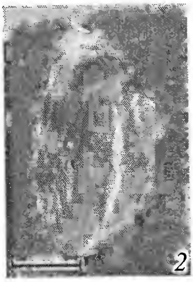


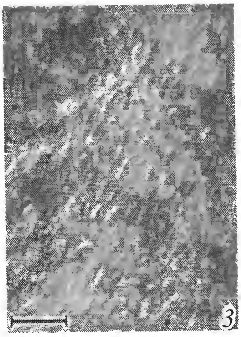
Таблица V. Строение семенной кожуры у представителей родов *Iris*, *Hermodactylus* и *Iridodictyum*.

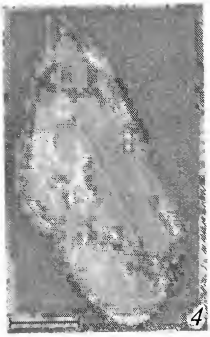
1—3 — *I. grant-duffii*: *1* — поверхность семени, *2* — фрагмент поперечного скола семенной кожуры, *3* — семенная кожура на поперечном срезе; *4* — *Hermodactylus tuberosus*; *5—8* — *Iridodictyum bakerianum*: *5* — внешний вид семени, *6* — поверхность семени, *7* — фрагмент поперечного скола семенной кожуры, *8* — семенная кожура на поперечном срезе. *1*, *2*, *5—7* — СЭМ; *4*, *3*, *8* — СМ. Обозначения, как на табл. I. Масштабные линейки, мкм: *1—4*, *6—8* — 100; *5* — 1000.

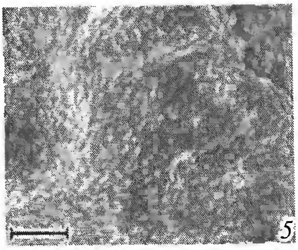
К ст. О. Д. Никифоровой, с. 1751

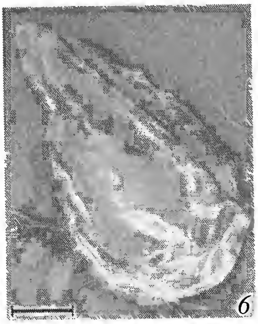

1

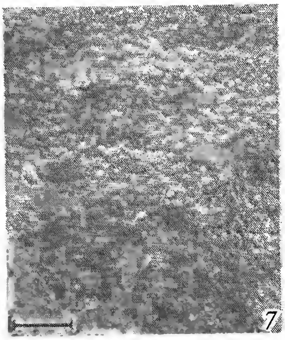

2

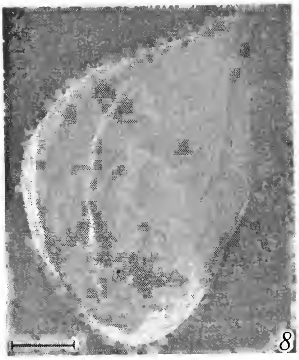

3

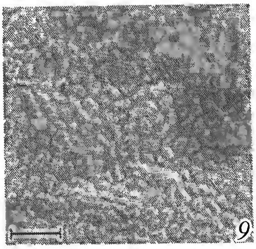

4

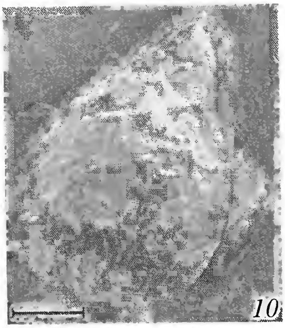

5

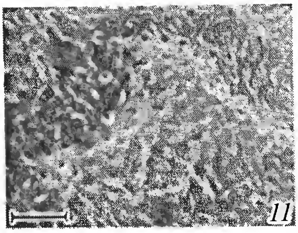

6

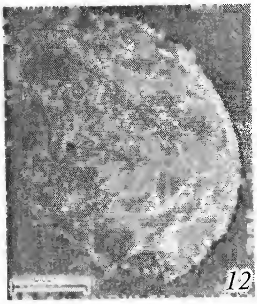

7


8


9


10


11


12

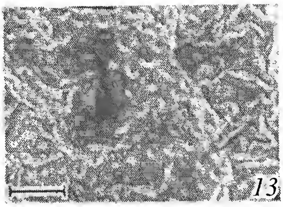

13

Таблица I. *Mertensia maritima* (*1—5*), *M. asiatica* (*6—9*), *M. sibirica* (*10—13*).

1, *2*, *4*, *6*, *8*, *10*, *12* — эрем: вид с брюшной (*1*, *6*) и спинной (*2*, *4*) сторон, сбоку (*8*, *10*, *12*). Масштабная линейка — 1 мм. *3*, *5*, *7*, *9*, *11*, *13* — ультраскульптура перикарпия: сетчато-ячеистая (*3*, *5*, *7*, *9*), сетчато-ячеисто-шиповатая (*11*, *13*). Масштабная линейка — 100 мкм.

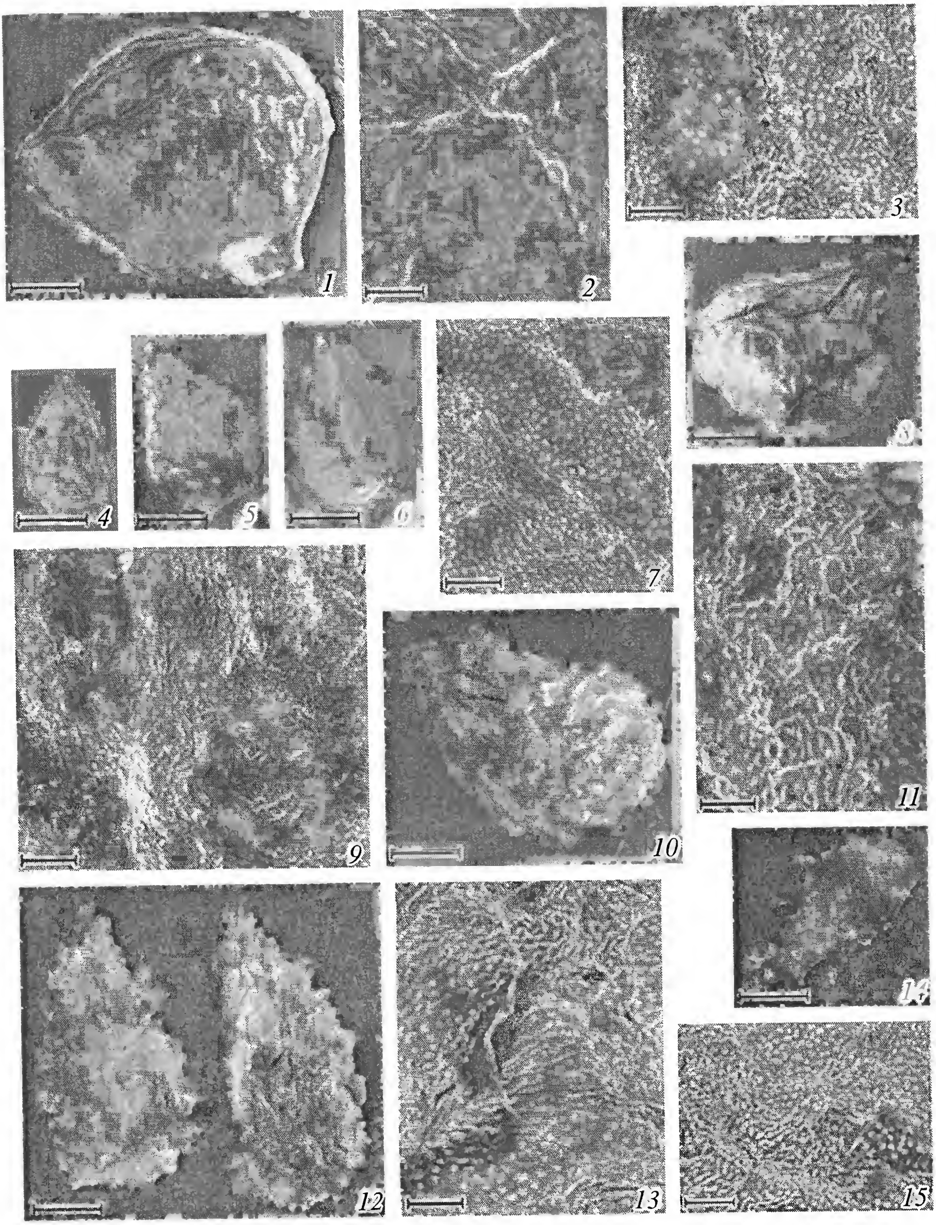


Таблица II. *Mertensia jenisseensis* (*1*, *2*), *M. popovii* (*3*, *4*), *M. serrulata* (*5*—*7*), *M. tarbagataica* (*8*, *9*), *M. pilosa* (*10*—*13*), *M. rivularis* (*14*, *15*).

1, *4*, *5*, *6*, *8*, *10*, *12*, *14* — эрем: вид сбоку (*1*), со спинной (*4*, *5*, *8*, *10*, *12*, *14*) и брюшной (*6*) сторон. Масштабная линейка — 1 мм. *2*, *3*, *7*, *9*, *11*, *13*, *15* — ультраскульптура перикарпия: ячеисто-шиповатая (*2*, *9*), шиповатая (*3*, *7*, *11*, *13*, *15*). Масштабная линейка — 100 мкм.

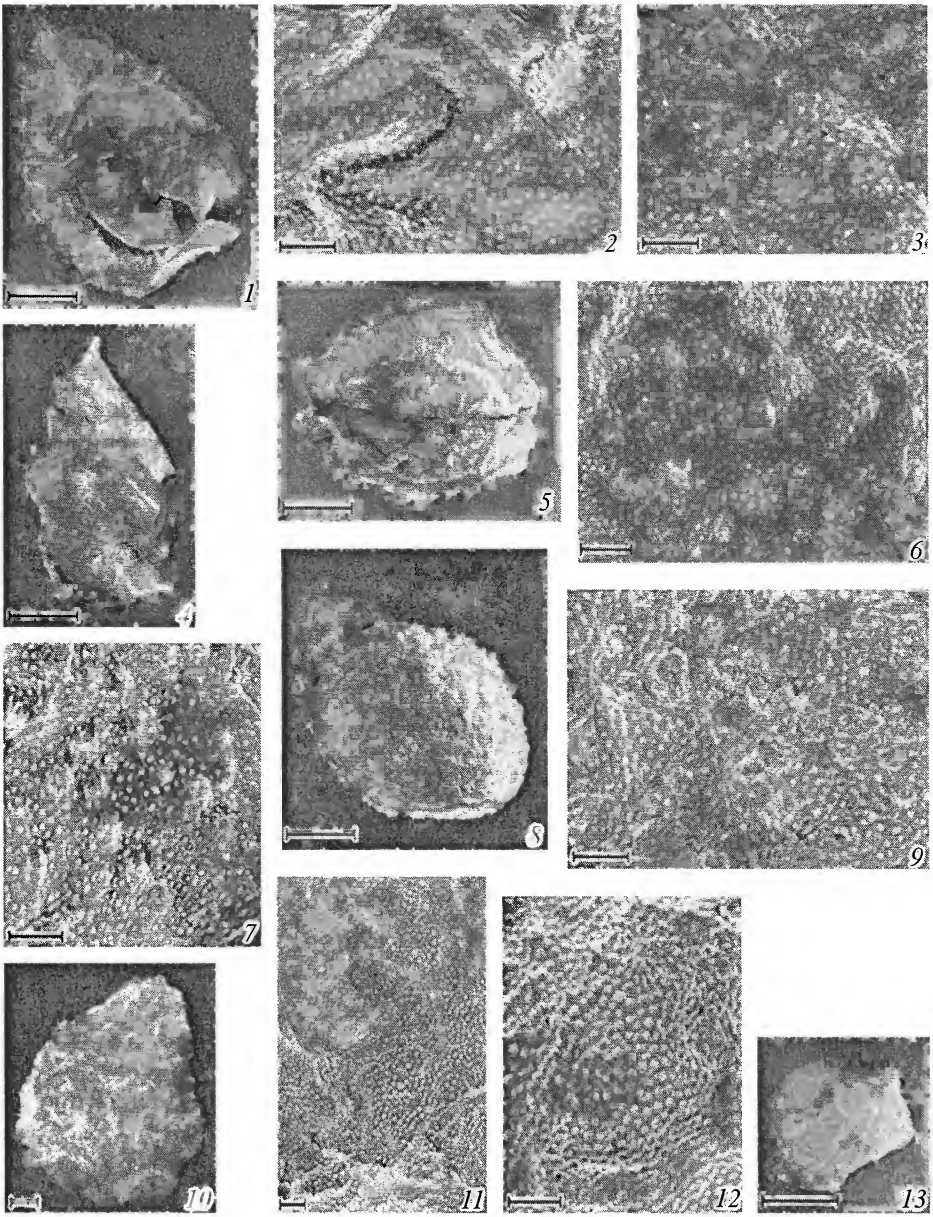


Таблица III. *Mertensia kamczatica* (*1—3*), *M. pterocarpa* (*4—7*), *M. drummondii* (*8—9*), *M. davurica* (*10*), *M. stylosa* (*11—13*); *Mertensia davurica* (*14—17*), *M. ochroleuca* (*18, 19*), *M. paniculata* (*20*, *21*, *24*, *26*), *M. franciscana* (*22*, *23*), *M. arizonica* (*25*).

1, *4*, *5*, *8*, *10*, *13*, *17*, *18*, *20*, *23*, *26* — эрем: вид со спинной (*1*, *5*, *8*, *10*, *20*, *23*, *26*) стороны и сбоку (*4*, *13*, *17*, *18*, *23*). Масштабная линейка — 1 мм. *2*, *3*, *6*, *7*, *9*, *11*, *12*, *14*, *15*, *16*, *19*, *21*, *22*, *24*, *25* — ультраскульптура перикарпия: шиповатая (*2*, *3*, *6*, *7*, *9*, *11—16*, *19*, *21*, *22*, *24*), сосочковато-морщинистая (*25*). Масштабная линейка — 100 мкм.

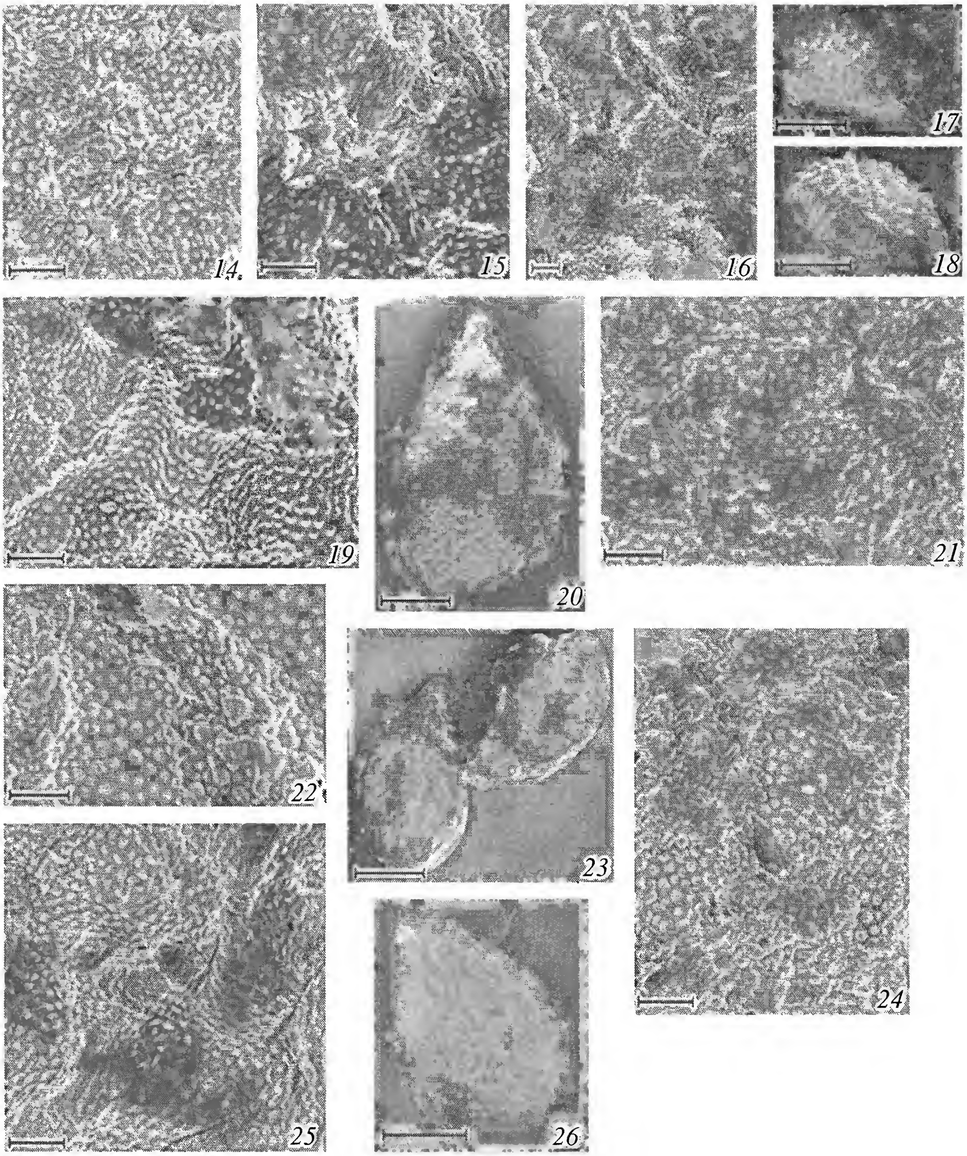


Таблица III (*продолжение*).

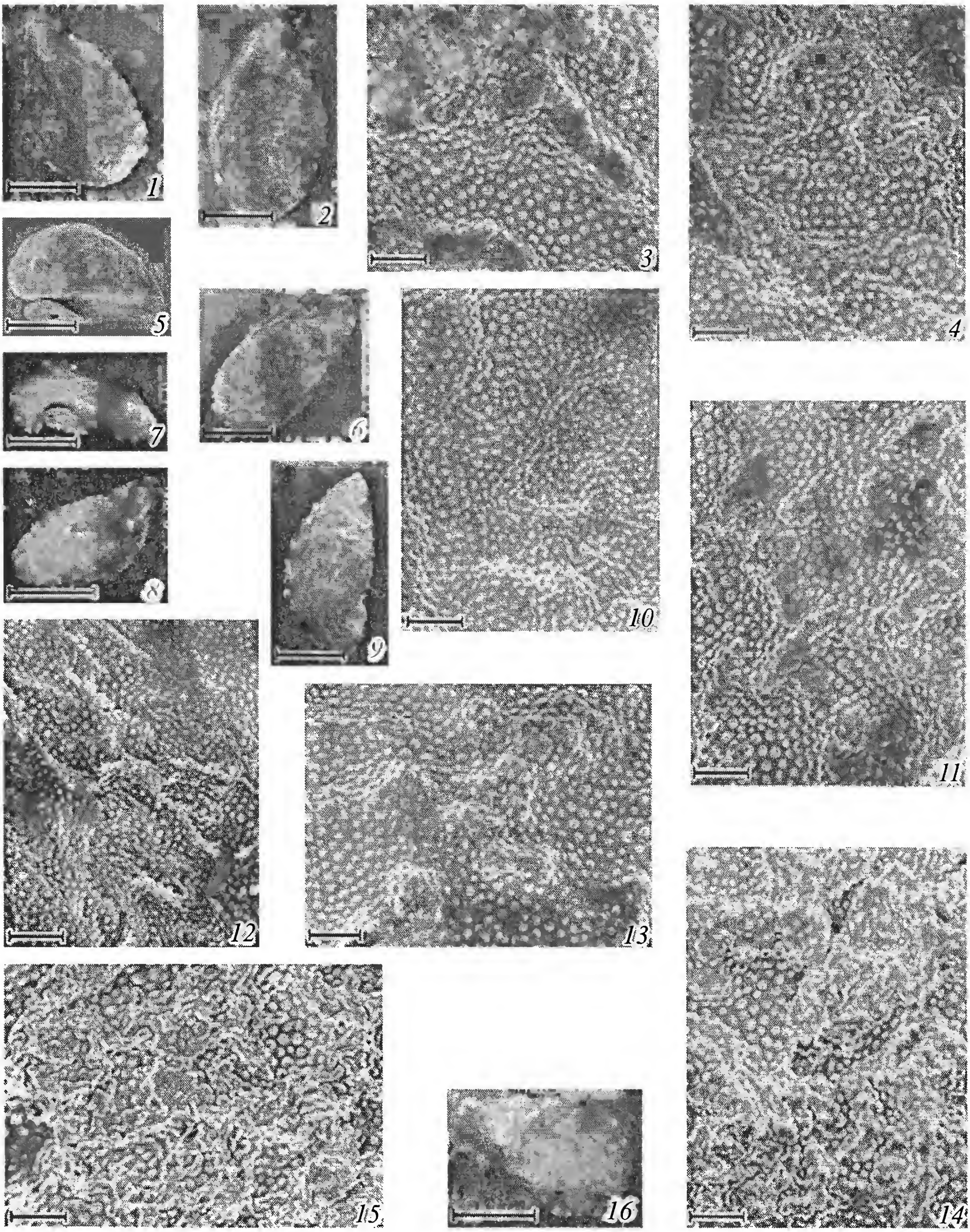
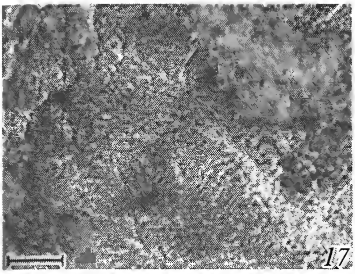
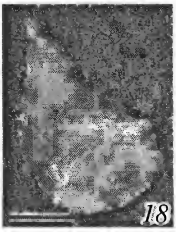
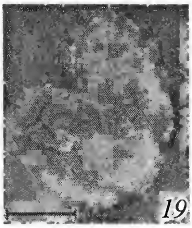


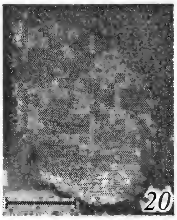
Таблица IV. *Mertensia ciliata* (*1*, *3*), *M. fusiformis* (*2*, *4*), *M. lanceolata* (*5*, *7—13*), *M. viridis* (*6*, *15*), *M. backeri* (*14*, *16*); *Mertensia alpina* (*17*, *18*), *M. virginica* (*19*, *20*, *24*), *Pseudomertensia edelbergii* (*21*, *25*, *26*), *M. dschagastanica* (*22*, *27*), *Brachybotris paridiformis* (*23*, *28*).

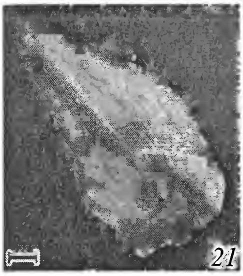
1, *2*, *5—9*, *16*, *18—21*, *27*, *28* — эрем: вид сбоку (*1*, *5*, *7*, *9*, *19*, *21*), со спинной (*2*, *6*, *8*, *16*, *18*, *20*, *28*) и брюшной (*21*) сторон. Масштабная линейка — 1 мм. *3*, *4*, *10—15*, *17*, *22—26* — ультраскульптура перикарпия: шиповатая (*3*, *4*, *10—15*, *22*, *24—26*), неясно сетчато-ямчатая (*17*). Масштабная линейка — 100 мкм.

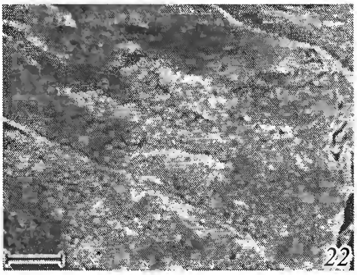

17

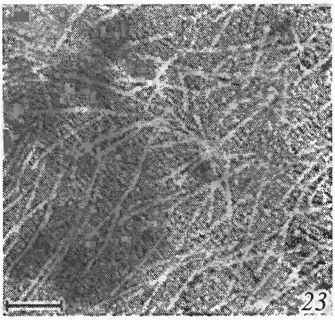

18

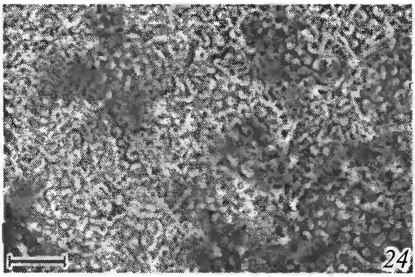

19

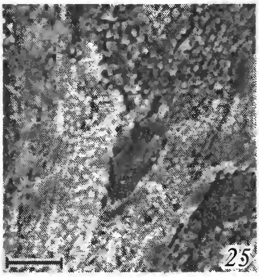

20

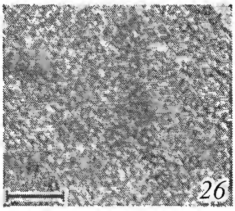

21

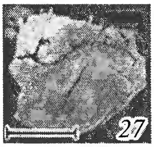

22


23


24


25


26


27

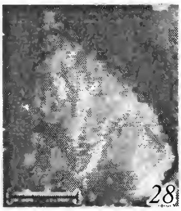

28

Таблица IV (*продолжение*).

К ст. А. А. Светловой, с. 1762

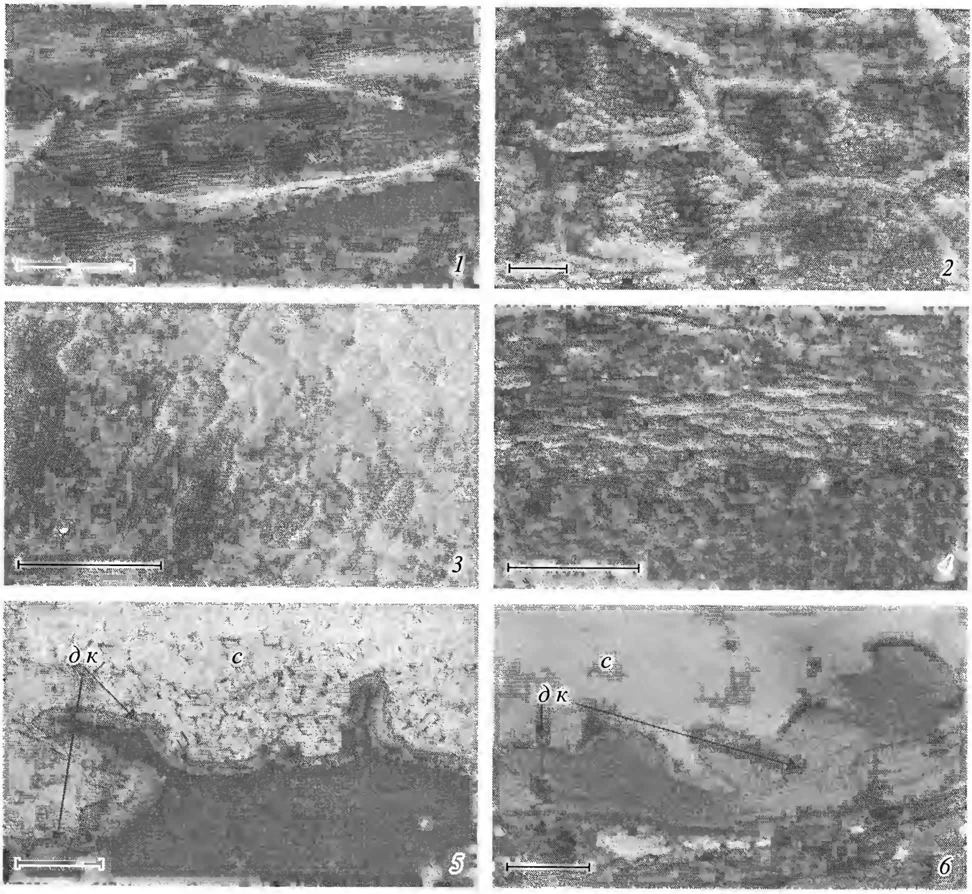


Таблица I. Ультраскульптура сухих семян (*1—4*) и дополнительная клеточная оболочка, окружающая протопласт слизесодержащих клеток семенной кожуры (*5*, *6*) видов рода *Linum* L.

1 — *L. nervosum* subsp. *nervosum*; *2* — *L. nervosum* subsp. *jailicola*; *3* — *L. tenuifolium*; *4* — *L. catharticum*; *5* — *L. tenuifolium*; *6* — *L. nervosum* subsp. *nervosum*. *д к* — дополнительная клеточная оболочка, окружающая протопласт; *с* — слизь. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *5*, *6* — 10; *3*, *4* — 100.

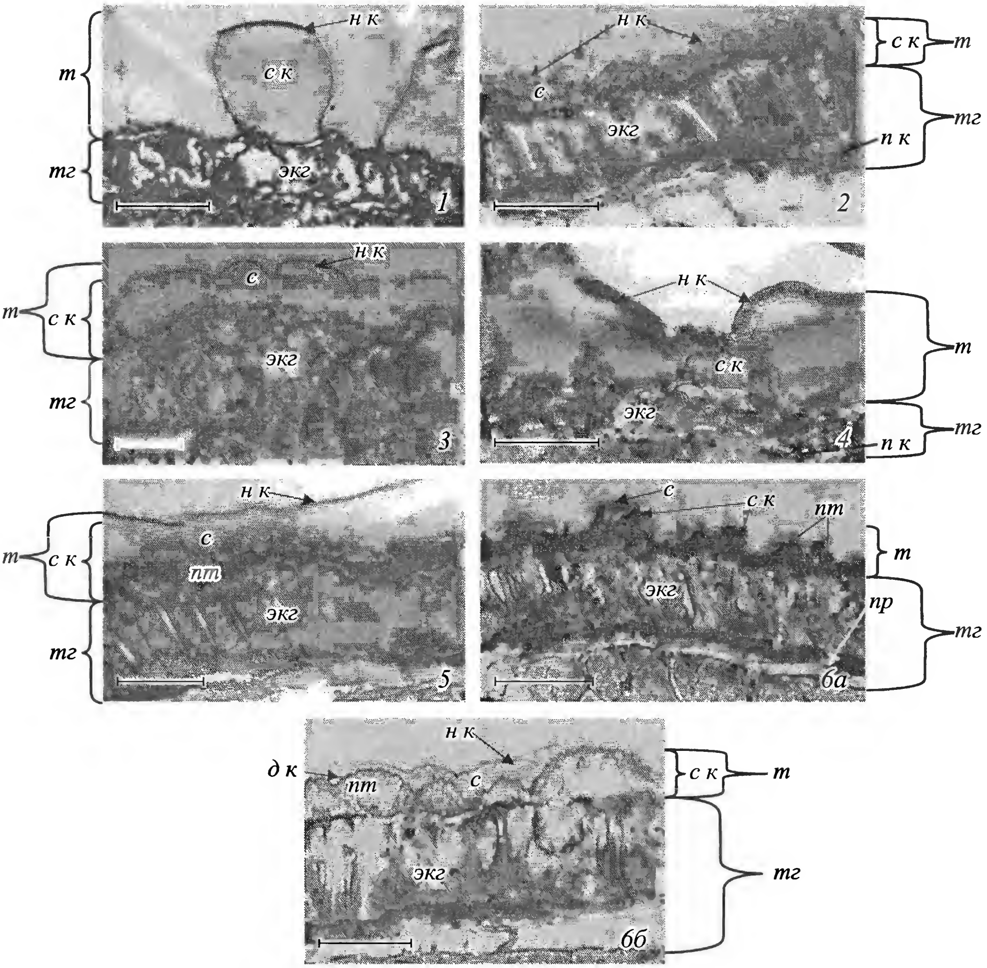


Таблица II. Строение семенной кожуры видов рода *Linum* L. на поперечных срезах.

1 — *L. stelleroides*; *2* — *L. nervosum* subsp. *nervosum*; *3* — *L. nervosum* subsp. *jailicola*; *4* — *L. seljukorum* subsp. *barsegianii*; *5* — *L. tenuifolium*; *6а*, *6* — *L. catharticum*. *н к* — наружная клеточная стенка, *п к* — слой пигментных клеток, *пр* — слой паренхимных клеток, *пт* — протопласт слизесодержащей клетки, *с к* — слизесодержащие клетки, *т* — теста, *тг* — тегмен, *экг* — экзотегмен. Остальные обозначения, как на табл. I. Масштабная линейка — 10 мкм.

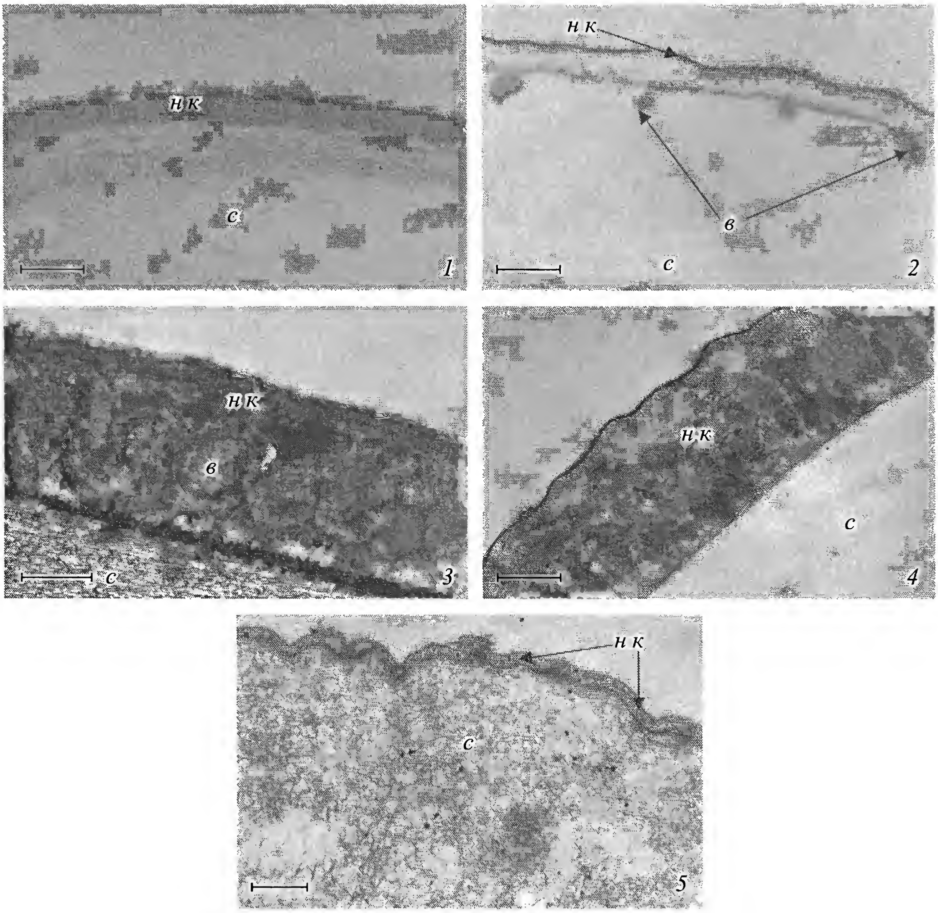


Таблица III. Строение наружной клеточной стенки слизесодержащих клеток экзотесты видов рода *Linum* L.

1 — *L. nervosum* subsp. *nervosum*; *2* — *L. nervosum* subsp. *jailicola*; *3* — *L. seljukorum* subsp. *barsegianii*; *4* — *L. tenuifolium*; *5* — *L. catharticum*. *в* — выросты наружной клеточной стенки. Остальные обозначения, как на табл. I и II. Масштабная линейка — 1 мкм.

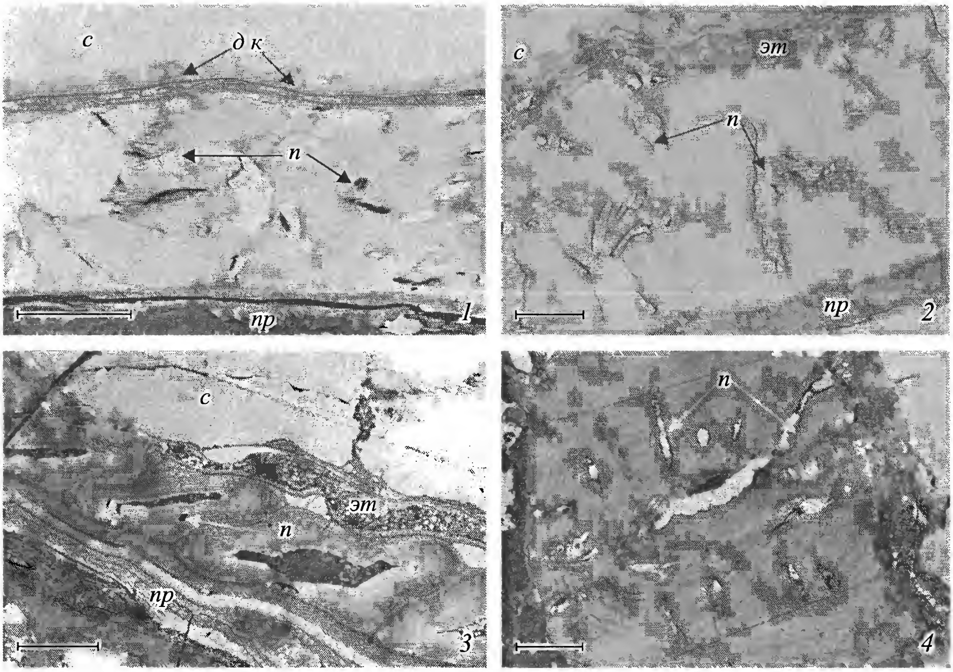


Таблица IV. Клетки экзотегмена видов рода *Linum* L.

1 — *L. nervosum* subsp. *nervosum*; *2* — *L. nervosum* subsp. *jailicola*; *3* — *L. seljukorum* subsp. *barsegianii*; *4* — *L. tenuifolium*. *п* — пора, *эт* — эндотеста. Остальные обозначения, как на табл. I—III. Масштабные линейки, мкм: *1*, *4* — 5; *2*, *3* — 10.

К ст. Н. В. Ходоровой и Е. А. Мирославова, с. 1773

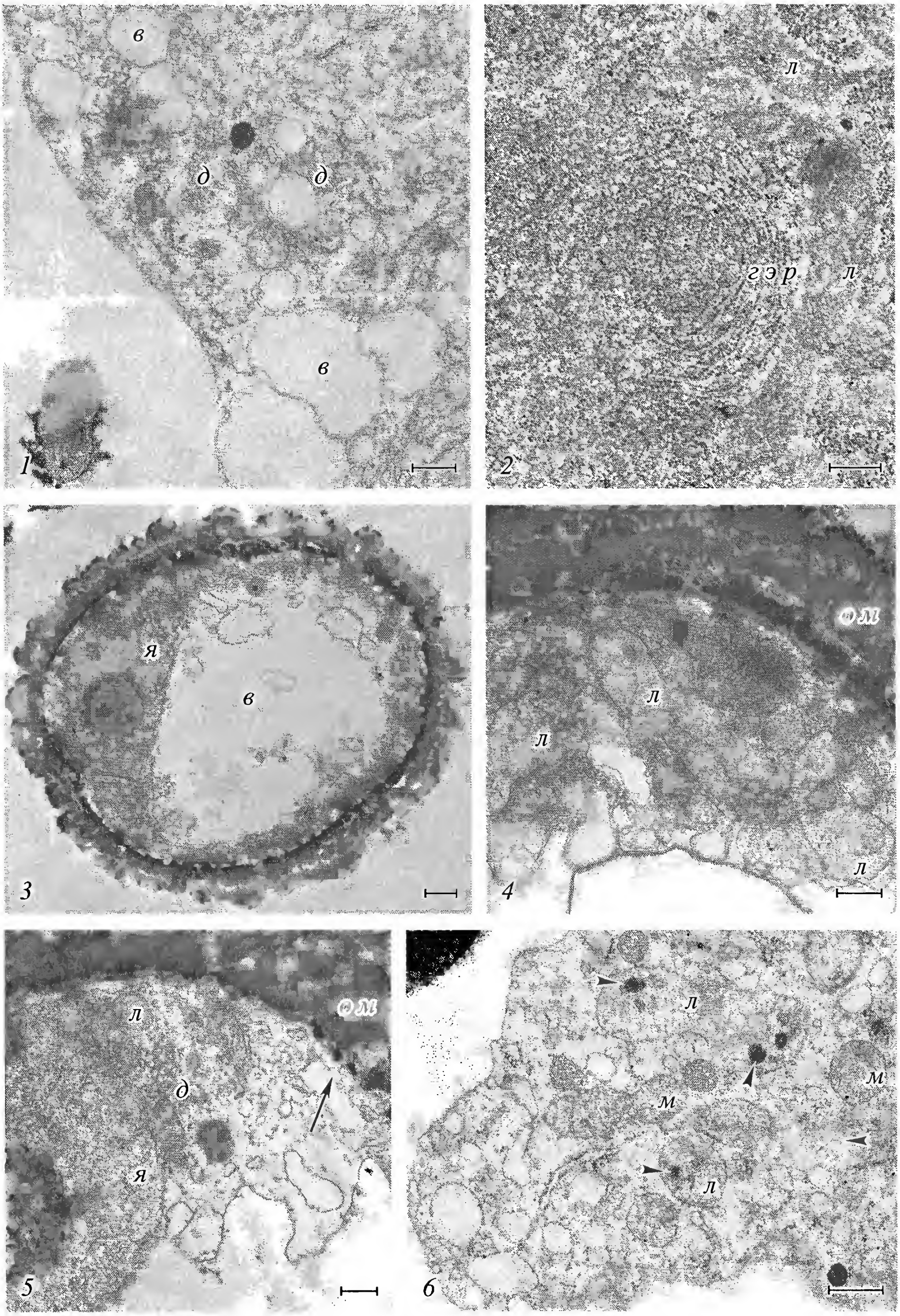


Таблица I. Строение клеток тапетума и микроспор *Corydalis bracteata* в начале осенне-зимнего периода (середина октября).

1—5 — растения из открытого грунта: *1* — фрагмент клетки тапетума; *2* — гранулярный эндоплазматический ретикулум (ГЭР); *3* — общий вид микроспоры; *4*, *5* — фрагмент микроспоры (стрелкой показаны пузырьки в периплазматическом пространстве); *6* — растения из закрытого грунта: *6* — фрагмент клетки тапетума (треугольной стрелкой показаны пластоглобулы). *в* — вакуоль, *г э р* — гран. энд. рет. *д* — диктиосома, *л* — лейкопласт, *м* — митохондрия, *о м* — оболочка микроспоры, *я* — ядро. Масштабные линейки, мкм: *1*, *4—6* — 0.5; *2* — 0.25; *3* — 1.

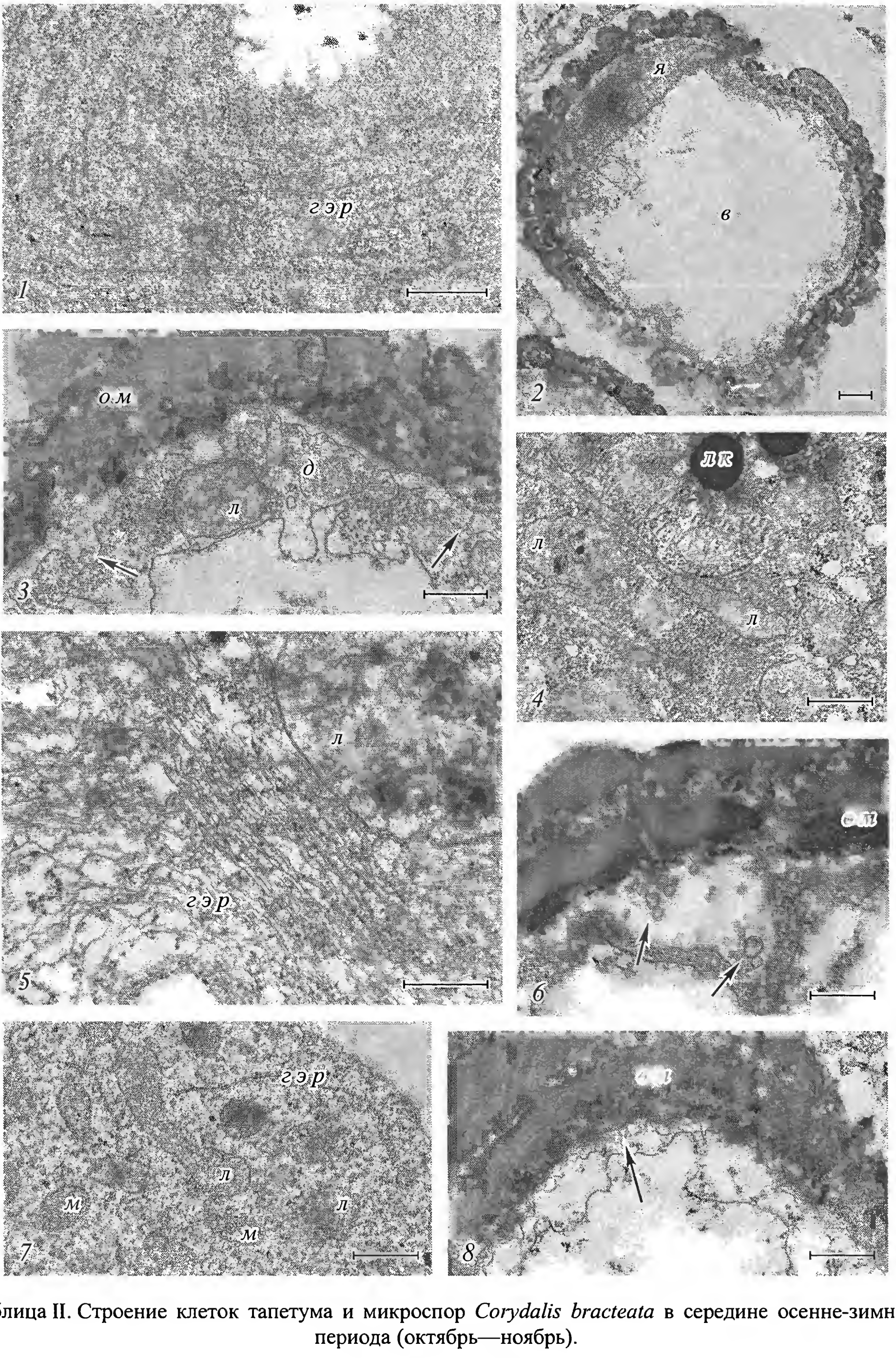


Таблица II. Строение клеток тапетума и микроспор *Corydalis bracteata* в середине осенне-зимнего периода (октябрь—ноябрь).

1—3 — растения из закрытого грунта, середина октября: *1* — ГЭР в клетке тапетума, *2* — общий вид микроспоры, *3* — фрагмент микроспоры (стрелкой показаны пузырьки в периплазматическом пространстве); *4—6* — растения из открытого грунта, начало ноября: *4*, *5* — фрагменты клеток тапетума; *6* — фрагмент микроспоры (стрелкой показаны пузырьки в периплазматическом пространстве); *7*, *8* — растения из закрытого грунта, начало ноября: *7* — фрагмент клетки тапетума, *8* — фрагмент микроспоры. *л к* — липидная капля. Остальные обозначения те же, что и на табл. I. Масштабные линейки, мкм: *1*, *3*, *8* — 0.5; *2* — 1.

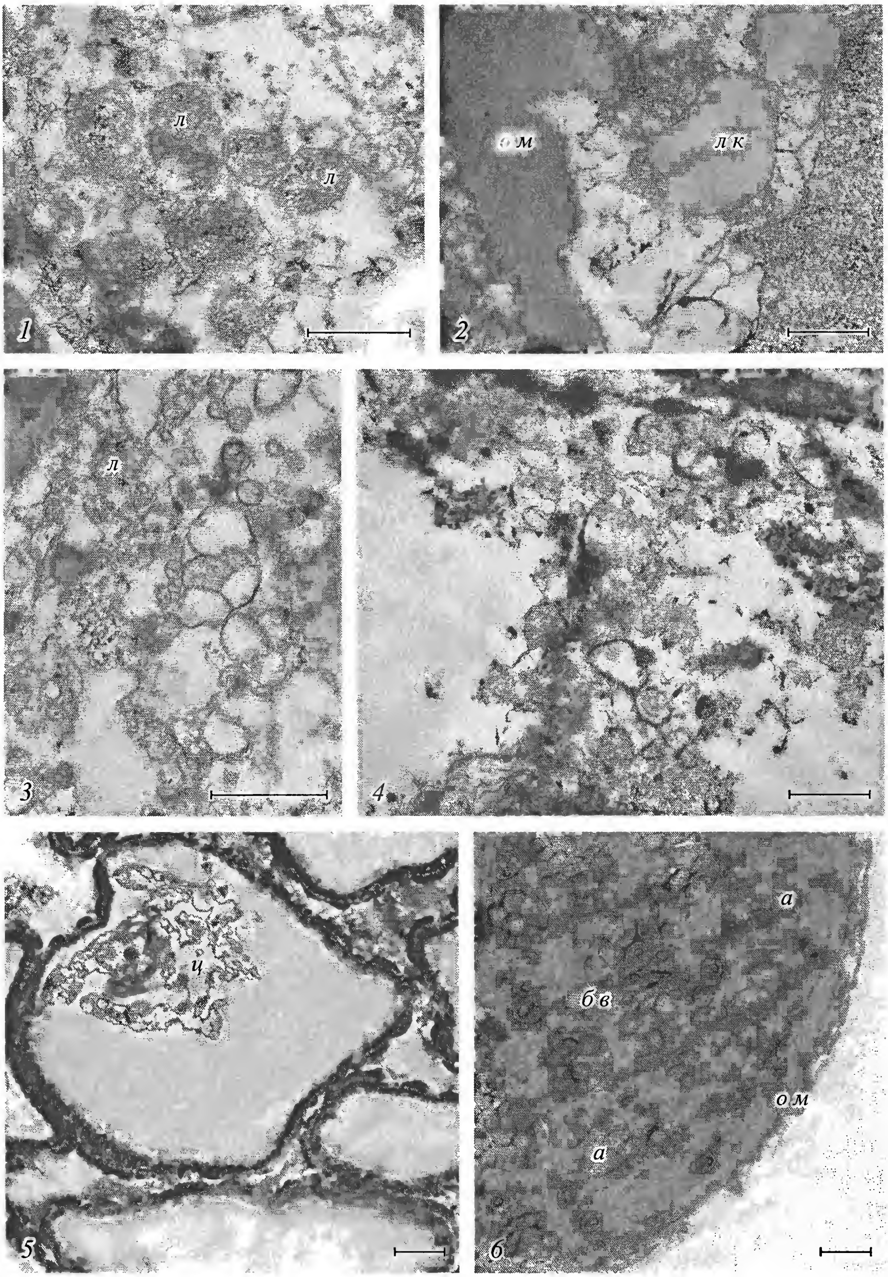


Таблица III. Строение клеток тапетума и микроспор *Corydalis bracteata* на завершающих этапах развития (конец ноября—декабрь—апрель).

1—3 — растения из закрытого грунта, конец ноября: *1*, *3* — фрагменты клетки тапетума; *2* — фрагмент микроспоры, *4—5* — растения из закрытого грунта, середины декабря: *4* — фрагмент клетки тапетума, *5* — фрагмент микроспоры, *6* — растения из открытого грунта, апрель: *6* — фрагмент микроспоры. *а* — амилопласт, *б в* — белковое включение, *ц* — цитоплазма. Остальные обозначения те же, что и на табл. I, II. Масштабные линейки, мкм: *1—4* — 0.5; *5* — 2; *6* — 2.5.

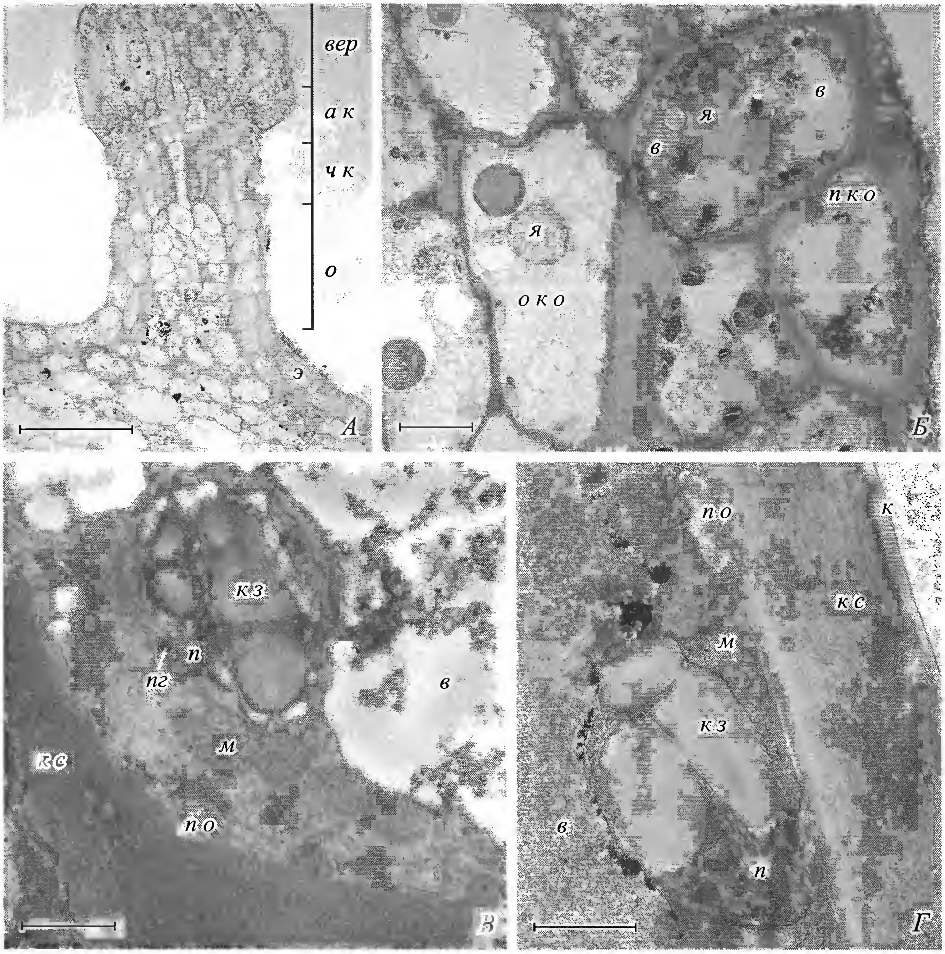


Таблица I. Общий вид нижней части (*А*) триггерного волоска *Dionaea muscipula* и ультраструктура клеток основания летом (*Б*, *В*) и зимой (*Г*) до стимуляции.

А — общий вид нижней части волоска, *Б* — осевые и поверхностные клетки, *В* — фрагмент поверхностной клетки, *Г* — фрагмент поверхностной клетки зимой. *а к* — антиклинальные клетки, *в* — вакуоль, *вер* — верхушка, *к* — кутикула, *к з* — крахмальное зерно, *к с* — клеточная стенка, *м* — митохондрия, *о* — основание, *о к о* — осевая клетка основания, *п* — пластида, *пг* — пластоглобула, *п к о* — поверхностная клетка основания, *п о* — протуберанец оболочки, *ч к* — зона чувствительных клеток, э — эпидерма, *я* — ядро. Масштабные линейки, мкм: *А* — 100; *Б* — 10; *В*, *Г* — 1.

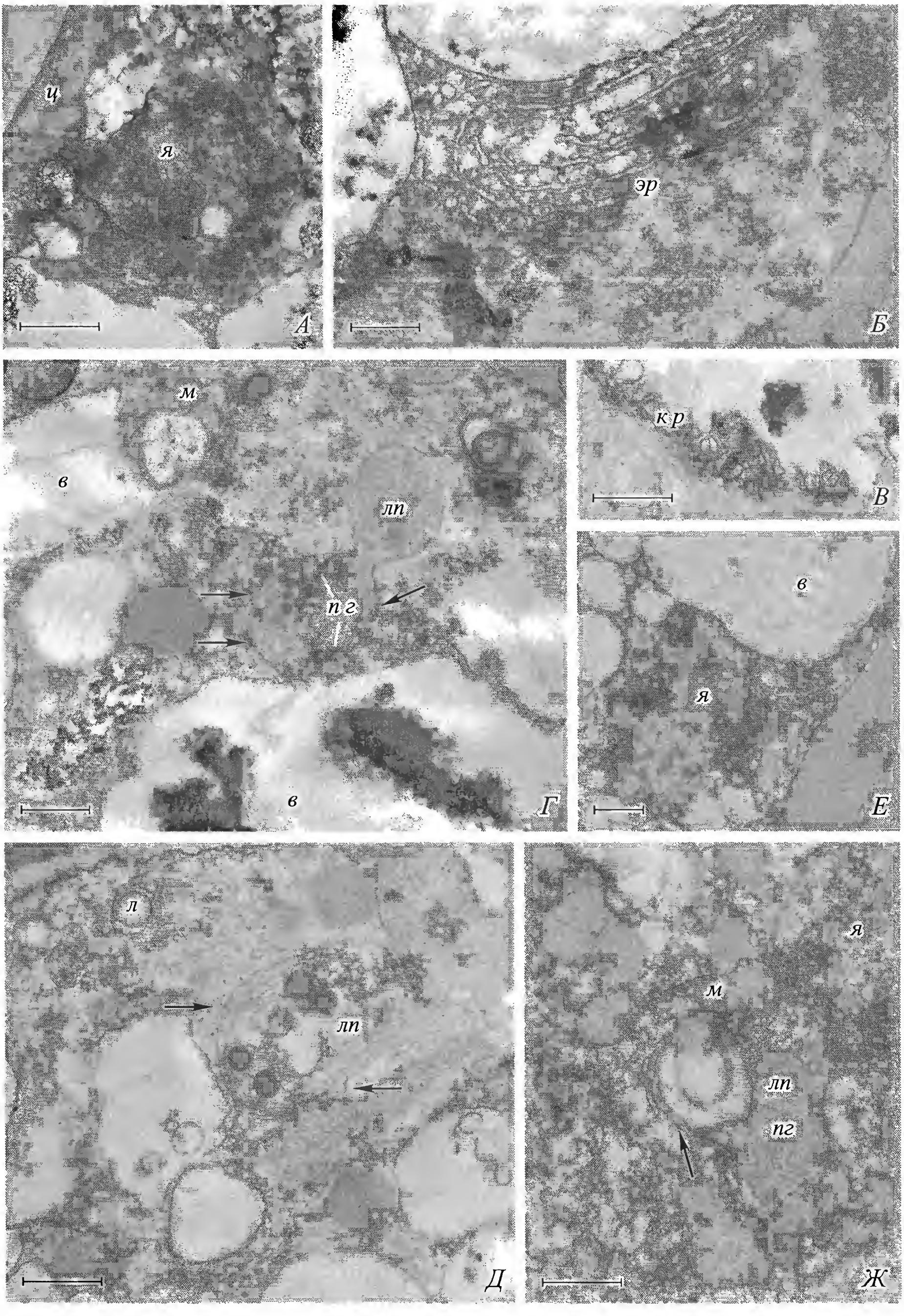


Таблица II. Ультраструктура поверхностных чувствительных клеток триггерного волоска *Dionaea muscipula*.

А—Г — клетки нестимулированного волоска. *А* — фрагмент поверхностной клетки, *Б* — вакуоль-ретикулярный комплекс в поверхностной клетке, *В* — кольчужный ретикулум в поверхностной клетке, *Г* — цитоплазма поверхностной клетки. *Д* — цитоплазма поверхностной клетки стимулированного триггерного волоска, *Е*, *Ж* — фрагменты поверхностной клетки зимой. *Стрелками* указаны контакты цистерн эндоплазматического ретикулума с оболочкой пластид. *к р* — кольчужный ретикулум, *л* — ломасома, *лп* — лейкопласт, *ц* — цитоплазма, *э р* — эндоплазматический ретикулум. Остальные обозначения, как в табл. I. Масштабная линейка — 0.5 мкм.

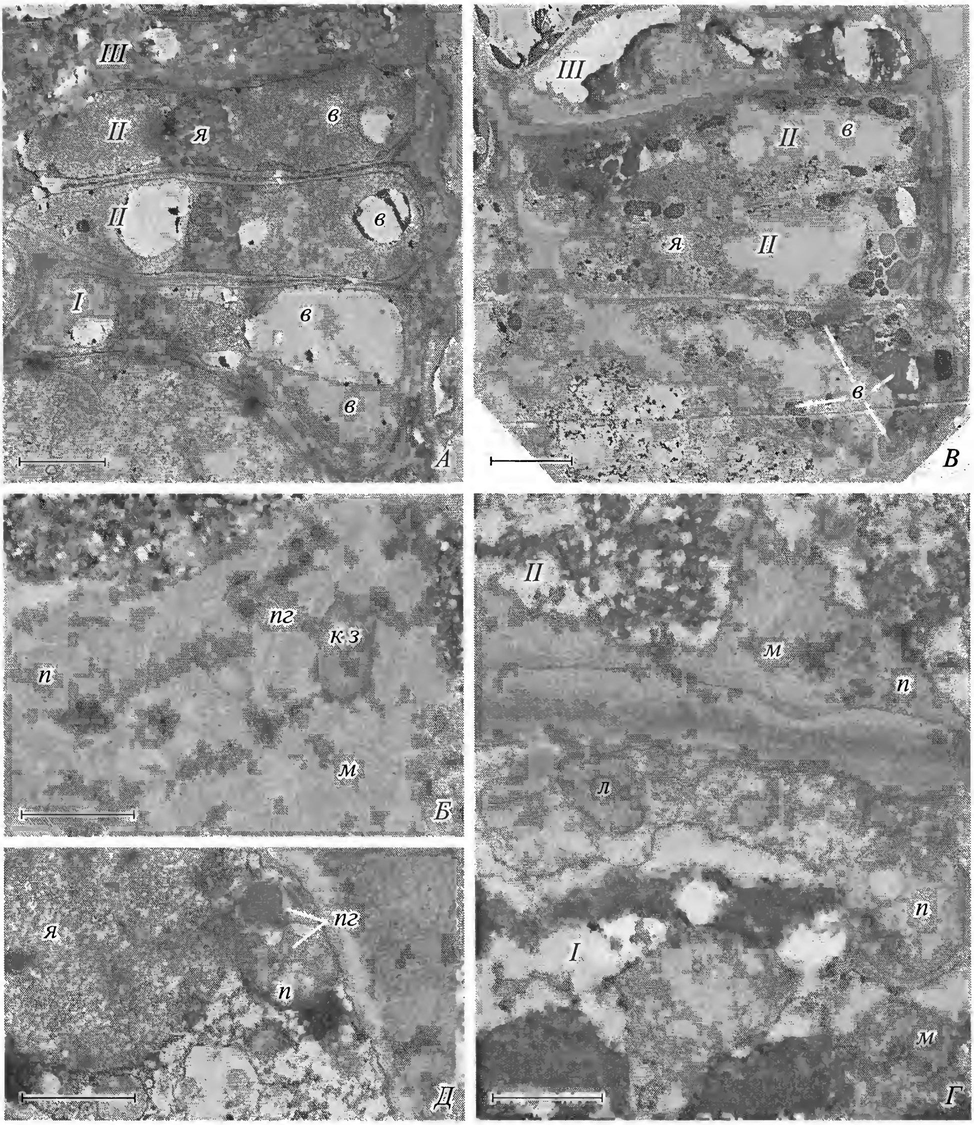


Таблица III. Поверхностные антиклинальные клетки триггерного волоска *Dionaea muscipula*.

А — общий вид клеток у нестимулированного триггерного волоска, *В* — общий вид клеток у стимулированного триггерного волоска, *Б* — фрагмент цитоплазмы клетки первого яруса нестимулированного волоска, *Г* — фрагмент цитоплазмы клеток первого и второго ярусов стимулированного волоска, *Д* — фрагмент антиклинальной клетки второго яруса зимой. *I—III* — клетки первого—третьего ярусов. Остальные обозначения, как в табл. I. Масштабные линейки, мкм: *А*, *В* — 5; *Б*, *Г*, *Д* — 1.

К с. 1782

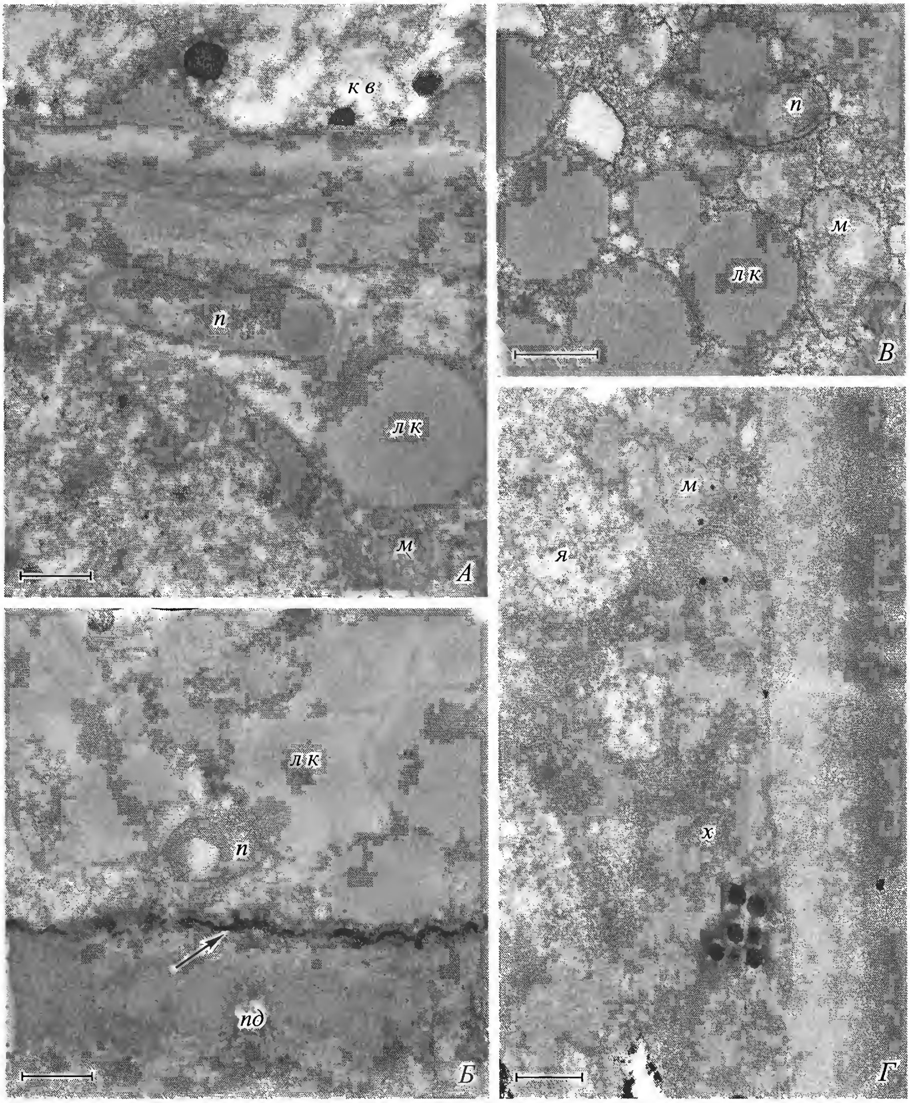


Таблица IV. Поверхностные антиклинальные клетки третьего яруса и клетки верхушки триггерного волоска *Dionaea muscipula*.

А — фрагмент клетки третьего яруса нестимулированного волоска; *Б* — фрагмент клетки третьего яруса стимулированного волоска, *стрелкой* указано электронно-плотное вещество в периплазматическом пространстве. *В* — фрагмент клетки третьего яруса зимой, *Г* — клетка верхушки. *к в* — клетка верхушки, *л к* — липидная капля, *пд* — плазмодесма, *х* — хлоропласт. Остальные обозначения, как в табл. I—III. Масштабная линейка — 0.5 мкм.

УДК 582.579.2 — 1.48 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 11

© Т. И. Кравцова, Н. А. Жинкина

СТРОЕНИЕ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *IRIS* (*IRIDACEAE*)

T. I. KRAVTSOVA, N. A. ZINKINA. SEED COAT STRUCTURE IN REPRESENTATIVES OF THE GENUS *IRIS* (*IRIDACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.- Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: kraveleon@yandex.ru

Поступила 09.07.2007
Окончательный вариант получен 02.02.2008

Изучено анатомическое строение и микроморфология поверхности семенной кожуры у 15 видов из родов *Iris* (подроды *Iris* и *Limniris*), *Hermodactylus* и *Iridodictyum*. По признакам семенной кожуры различия между сегрегатными родами *Hermodactylus*, *Iridodictyum* и родом *Iris* менее значительны, чем между видами рода *Iris*. Семенная кожура *I. grant-duffii* характеризуется промежуточными признаками между кожурой подрода *Limniris* и рода *Iridodictyum* (= подрод *Hermodactyloides* Spach). Нет резкого различия по этим признакам между бородатыми и безбородыми ирисами. У изученных видов первой группы семенная кожура однотипна, у второй (где изучено большее число видов) встречаются выделенные нами 3 типа семенной кожуры, что отчасти связано с экологической гетерогенностью безбородых ирисов. Рассматриваются некоторые тенденции эволюционного развития семенной кожуры ирисов: трансформация ее наружного слоя (уплощение, появление вторичных утолщений радиальных клеточных стенок, выпуклой наружной стенки, способности отслаиваться), а также постепенная редукция мезотесты и уменьшение ее роли в складкообразовании (в ряду *Limniris* → *Iridodictyum*).

Ключевые слова: *Iris*, семя, семенная кожура, филогения.

Род *Iris* L., типовой в сем. *Iridaceae*, включает, по мнению разных авторов, 200—300 видов. Систематика ирисов является дискуссионной, и до сих пор нет общепринятой системы рода. Одна из основных проблем — различное понимание объема рода. В настоящее время многие систематики (Dahlgren et al., 1985; Goldblatt, 1990; Waddick, Zhao Yu-tang, 1992) принимают систему рода B. Mathew (1981, 1988, 1989), согласно которой род *Iris* включает 6 подродов: *Iris*, *Limniris* (Tausch) Spach, *Nepalensis* (Dykes) Lawrence, *Xiphium* (Miller) Spach, *Scorpiris* Spach и *Hermodactyloides* Spach. Г. И. Родионенко (1961, 2004, 2005, 2006а, б, 2007), Е. В. Мавродиев и Ю. Е. Алексеев (2003) восстанавливают или выделяют луковичные, клубнелуковичные и некоторые корневищные виды в отдельные роды — *Juno* Tratt., *Iridodictyum* Rodionenko, *Xiphium* (Miller) Rodionenko, *Cryptobasis* Nevski, *Ophioiris* Rodionenko, *Xyridion* (Tausch) Fourr., *Eremiris* (Spach) Rodionenko, *Sclerosiphon* Nevski, *Limniris* (Tausch) Reichenb. Неясна степень таксономической гетерогенности «безбородых» ирисов, которые в отличие от «бородатых» не имеют полоски из густых волосков (= бородки) на долях околоцветника. В системе Mathew (1981, 1989) они отнесены к 2 секциям, согласно J. Waddick и Zhao Yu-tang (1992) — к 3 секциям, в системе Родионенко (1961) — к 2 подродам и 5 секциям. 2 новых подрода и новые секции добавлены В. М. Доронькиным (1990) по результатам изучения сибирских видов касатиков. Н. Б. Алексеева (2005) считает, что только во флоре России эта группа представлена 3 подродами и 4 секциями. Согласно недавним работам Родионенко (2004, 2005, 2006а, б, 2007), безбородые ирисы следует разделить на 6 самостоятельных родов.

Результаты исследований по молекулярной систематике рода (Wilson, 2004, цит. по: Wilson, 2006) показывают, что принятая сейчас классификация (Mathew, 1989) не соответствует монофилетическим группам, а 3 рода с подземным органом в виде луковицы (*Juno*, *Iridodictyum* и *Xiphium* — Родионенко, 1961) включаются в род *Iris*.

P. Goldblatt (1990) справедливо считает, что филогения рода *Iris* s. l. требует внимательного изучения, прежде чем некоторые его разделения будут окончательно приняты.

Строение семенной кожуры изучено у небольшого числа видов ирисов (Brandza, 1891; Nagy, 1927; Netolitzky, 1927; Родионенко, 1961; Huber, 1969; Чайка, 1971; Оганезова, 1997), при этом объектом исследования почти всегда был широко распространенный *I. pseudacorus* L. Выявлено, что виды различаются по числу слоев семенной кожуры, содержанию и распределению в ней танинов, а также по структуре наружного слоя тесты, клетки которого имеют различную форму на срезах и различную толщину оболочки. Как показал J. Nagy (1927), наружная тангенциальная стенка этих клеток неодинакова у видов и по химическому составу (наличию или отсутствию кутинизированного слоя). Было выяснено также (Nagy, 1927; Huber, 1969), что внутренний слой тесты, получивший название «липоидный слой» и характерный для всего сем. *Iridaceae*, у ирисов нередко аморфный, состоит из клеток, заполненных плотной красновато-коричневой массой.

Более подробно, чем анатомическое строение, у 61 вида из 5 подродов рода *Iris* изучена ультраскульптура поверхности семенной кожуры (Dahse, 1992; Алексеева, Миронова, 2007). Полученные результаты свидетельствуют о специфике поверхности тесты, которая имеет диагностическую ценность.

Оценивая степень разнообразия строения семенной кожуры ирисов, Родионенко (1961) считал, что в процессе приспособительной эволюции в ней произошли крупные изменения. Также C. Wilson (2006) рассматривает признаки семенной кожуры как важные для изучения филогении рода.

Настоящая работа по сравнительному изучению анатомии семенной кожуры ирисов предпринята с целью поиска новых диагностических признаков, которые будут способствовать дальнейшей разработке систематики ирисов. Инициатором этого исследования является Родионенко, который предоставил для анализа семена 15 видов (по одному образцу каждого вида). Материал для исследования подобран таким образом, что отражает, по мнению Родионенко, основные линии эволюционного развития рода *Iris*.

Изученные виды (табл. 1) распространены в Восточном полушарии. Виды подрода *Iris* — из Казахстана, Центральной Азии (*I. albertii*, *I. imbricata*) или центральной и восточной Европы (*I. variegata*); 2 вида из подрода *Limniris* (*I. anguifuga*, *I. chrysographes*) произрастают в Китае, сюда же заходят широко распространенные в странах Азии виды *I. lactea*, *I. laevigata*, *I. songarica*, *I. tenuifolia*. Западнее обитают виды из подрода *Xyridion* (*I. notha*, *I. halophila* — Сев. Кавказ, Вост. Европа, Зап. Сибирь), а также *I. pseudacorus* (вся Европа и Средиземноморье). Изученные виды с уникальным строением вегетативных подземных органов происходят из Средиземноморья: у *I. grant-duffii* имеется корневище (вертикальное, плотное), раздутые основания листьев которого придают ему луковицеобразный вид, у *Hermodactylus tuberosus* — длинные пальцеобразные клубни, а у *Iridodictyum bakerianum* — луковицы.

В пределах рода *Iris* есть сухолюбивые виды *I. anguifuga*, *I. songarica*, *I. notha*, *I. albertii*, *I. variegata*, виды родов *Hermodactylus и Iridodictyum* и влаголюбивые. Экология изученных видов разнообразна (Родионенко и др., 1981): среди них имеются виды сухих песчаных местообитаний — (псаммофиты — *I. tenuifolia*), виды с высокой жаро- и засухоустойчивостью (*I. notha*), гидрофиты (*I. laevigata* и *I. pseudacorus*), выносящие засоление (*I. halophila*, *I. lactea*).

ТАБЛИЦА 1

Систематическое положение изученных видов рода *Iris* s. l.*

Род	Подрод	Секция	Серия	Вид
Iris	***Iris***	***Iris***	*Iris*	*I. albertii* Regel *I. imbricata* Lindley
			Variegatae Alexeeva	*I. variegata* L.
	Limniris (Tausch) Spach	***Limniris***	***Tenuifoliae*** Lawrence	*I. tenuifolia* Pall. *I. songarica* Schrenk
	Tenuifoliae (Diels.) Doronkin	*Ophioiris* Y. T. Zhao (Waddick, Zhao, 1992)		*I. anguifuga* Y. T. Zhao et X. J. Xue
			Laevigatae (Diels) Lawrence	*I. laevigata* Fisch *I. pseudacorus* L.
			Sibiricae (Diels) Lawrence	*I. chrysographes* Dykes
	Eremiris Spach	*Eremiris* (Spach) Alexeeva	***Ensatae*** (Diels) Lawrence	*I. lactea* Pall.
			Syriacae (Diels) Lawrence	*I. grant-dufii* Baker
	Xyridion (Tausch) Spach em. Rodionenko	*Xyridion* Tausch	***Spuriae*** (Diels) Lawrence	*I. notha* Bieb. *I. halophila* Pall.
Iridodictyum Rodionenko	***Hermodactyloides*** Spach			*I. bakerana* Foster (= *Iridodictyum bakerianum* (Foster) Rodionenko)
Hermodactylus				*H. tuberosus* (L.) Salisbury

Примечание. * — таксоны системы B. Mathew выделены жирным шрифтом.

Материал и методика

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов изучены анатомия и микроморфология поверхности семенной кожуры у 15 видов родов *Iris*: *I. albertii* Regel (иридарий БИН РАН), *I. anguifuga* Y. T. Zhao et X. J. Xue (семена получены от Dr. J. Waddick, США), *I. chrysographes* Dykes (иридарий БИН РАН), *I. grant-dufii* Baker (семена присланы Dr. O. Cohen, Израиль), *I. halophila* Pall. (Кабардинская Республика, Майский р-н, окр. Новой Ивановки, собр. Ю. Косс), *I. notha* Bieb. (окр. г. Ставрополя. собр. Г. Т. Шевченко), *I. imbricata* Lindley (иридарий БИН РАН), *I. lactea* Pall. (Красноярский край, Бейский р-н, окр. с. Означенное, собр. В. М. Доронькин), *I. laevigata* Fisch (долина р. Лены, собр. В. Шелудякова), *I. pseudacorus* L. (окр. Санкт-Петербурга, собр. Г. И. Родионенко), *I. songarica* Schrenk (Туркмения, Репетек, собр. Л. Л. Родин), *I. tenuifolia* Pall. (берег р. Иртыш у Курчумской переправы, пески, собр. В. И. Грубов), *I. variegata* L. (иридарий БИН РАН), *Hermodactylus* (*H. tuberosus* (L.) Salisbury, из колл. M. Boussard, Франция) и *Iridodictyum* (*I. bakerianum* (Foster) Rodion., из колл. Бот. сада Еревана). Систематическое положение изученных видов по системам Mathew (1981), Родионенко (1961) и некоторых других авторов показано в табл. 1.

Для анатомических исследований семена предварительно размачивали в смеси глицерин-спирт-вода (1 : 1 : 1), а семена видов типового подрода — в горячей воде по причине значительной твердости их семенной кожуры. Поперечные срезы толщиной 12 и 24 мкм делали в средней части семени с помощью замораживающего микротома и окрашивали генциан-виолетом. Для микрохимических реакций использовали флороглюцин и серную кислоту, а также судан IV. Поверхность семян и их структура на сколах были изучены с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35C.

Результаты и обсуждение

Проведенное исследование обнаружило довольно значительное разнообразие морфолого-анатомического строения семян изученных видов (табл. I—IV). Семена (табл. I, *4*; II, *4*; III, *1*, *8*; IV, *1*; V, *5*) коричневые, темно-коричневые, редко черноватые, блестящие или со слабым блеском, 3.5—10.0 мм дл., 2.5—9.0 мм шир., 1.0—5.0 мм толщ., наименьшие у *Hermodactylus tuberosus*, наиболее крупные у бородатых ирисов (представителей подрода *Iris*). Их форма разнообразна: от неуплощенных или слабо уплощенных, в сечении более или менее округлых (*Iridodictyum*, *I. tenuifolia* — табл. I, *4*; *I. grant-duffii*) до плоско сжатых, в сечении продолговатых (например, у видов серии *Laevigatae* — табл. III, *1*, *4*, *8*). В очертании семена часто D-формы (табл. IV, *1*) или сходные с ней, с узким ребром, выпуклой широкой спинкой и двумя плоскими гранями. Встречаются также округло-треугольные, трапециевидные, овальные, эллиптические и узко-эллиптические, широко-ромбовидные семена, иногда от обратнояйцевидных до округлых, у большинства видов слабо или заметно ограненные, при этом грани могут быть разделены узкими ребрами (*I. lactea*, *I. halophila*) или окантованы узким волнистым окаймлением (*I. imbricata*, *I. songarica, I. chrysographes*). Основание семени часто с небольшой усеченной ножкой или носиком, на которых расположен рубчик 0.5—1.5 мм дл., различной формы (округлый, овальный, эллиптический, щелевидный и др.), обычно слегка ямчатый, желтоватый, рыхлый. У *Hermodactylus tuberosus, Iridodictyum bakerianum*, *Iris tenuifolia*, *I. anguifuga* рубчик незаметный. Семена на верхушке суженые или тупо закругленные; особенностью рода *Iridodictyum* является расположенный здесь желтый складчатый ариллус (табл. IV, *5*). Поверхность семян безбородых ирисов, как и их форма, очень различна — от крупно морщинистой (табл. I, *1*, *4*), с ровными и блестящими складками семенной кожуры до гладкой, лишь местами слабо морщинистой (табл. III, *1*, *8*). По мнению В. С. Шнеер (1999), в морфологическом строении семени хорошо выражена гетерогенность безбородых ирисов: их можно определить по этим признакам до ряда, а иногда до вида. У изученных бородатых ирисов поверхность семени менее скульптурирована, она мелко морщинистая (табл. IV, *1*, *2*), местами неправильно-ячеистая с извилистыми стенками ячей (*I. alberti*, *I. imbricata*) или гладкая, шероховатая, а мелкие морщины и ячеистость заметны лишь при увеличении (*I. variegata*). У семян *Iridodictyum bakerianum* поверхность семени хаотично мелко морщинистая (табл. IV, *4*, *5*), при этом складки создают иногда неправильно-ячеистую скульптуру поверхности. Для семян *Hermodactylus tuberosus* и *Iris grant-duffii* (табл. V, *1*) также характерна неясная густо морщинистая поверхность, при этом сближенные складки семенной кожуры кажутся «вздутыми».

У семян с относительно слабо скульптурированной поверхностью (табл. II—IV) нередко имеется более или менее выраженная ее ультраскульптура: сетчатая, ячеистая (табл. II, *1*), ямчато-мелкобугорчатая (табл. II, *8*), сглаженно-сетчатая (табл. III, *2*), неясно-струйчатая (табл. III, *5*), сетчато-слабовыпуклая (табл. III, *9*), с элементами сетчатости (табл. IV, *1*). Иногда различима также вторичная скульптура: у *I. pseudacorus* (табл. III, *2*) — зернистость наружной клеточной стенки, у *I. laevigata* (табл. III, *5*) — мелкая морщинистость.

Форма семени, в том числе степень уплощенности, обычно значительно варьирует в пределах особи. У 3 видов из подрода *Xyridion* и *Hermodactylus tuberosus* характер поверхности семени различается, например, у *I. notha* она меняется от ровной до морщинистой.

Особенностью семян в подроде *Xyridion* является расслаивание семенной кожуры, благодаря чему семена кажутся «вздутыми» (табл. II, *4*), у *I. halophila* это обнаруживается лишь по спинке. Воздушная прослойка в складках такой семенной кожуры способствует, по мнению Родионенко (2005), гидро- и анемохории. Хрупкая, легко растрескивающаяся и разрушающаяся семенная кожура характерна также для видов группы *Laevigatae*, являющихся гидрофитами: семя лежит свободно (хотя бы частично) в несколько мешковатой семенной кожуре (табл. IV, *4*).

Семенная кожура

Семенная кожура изученных ирисов (табл. 2, табл. I—V) 0.12—7.0 мм толщ., с ровными или (благодаря складкам кожуры) с мелко- или крупно волнистыми наружными очертаниями. Она многослойная (5—22 слоя) или из небольшого числа плохо различимых клеточных слоев. Обычно дифференцирована на 4 зоны: экзо-, мезо-, эндотесту и тегмен. Для нее характерно присутствие танинов в полости и оболочках клеток (у *I. lactea* лишь в клеточных оболочках). Танины находятся либо во всех слоях тесты, либо только в экзо- и эндотесте, у *I. halophila* в экзо- и мезотесте. Крупные складки семенной кожуры у *I. songarica*, *I. tenuifolia*, *I. anguifuga* (табл. I, *1*—*7*) образованы менее сжатой здесь, чем на соседних участках, воздухоносной паренхимой (мезотестой). Мелкие складки по-разному формируются у изученных видов: в типовом подроде мезотестой (табл. IV, *3, 4*), у *Iris grant-duffii* (табл. V, *2*, *3*), *Hermodactylus tuberosus* (табл. V, *4*) и *Iridodictium bakerianum* (табл. V, *6*, *7*) не только мезотестой, лучше здесь развитой, чем на соседних участках, но и 1—3 клетками экзотесты с выпуклой наружной стенкой, а у первого и третьего видов также благодаря разной высоте 1—2-слойной эндотесты. У *Iridodictyum bakerianum* мезотеста практически отсутствует, складки образованы большей частью экзо- и эндотестой.

Экзотеста танинсодержащая, 1-слойная, редко местами 2-слойная; клетки большей частью уплощенные или сильно сжатые, иногда радиально удлиненные, с более или менее ровной или слегка вогнутой, реже выпуклой наружной тангенциальной стенкой. Оболочка клеток экзотесты различным образом утолщена. У большинства видов значительно утолщены лишь тангенциальные клеточные стенки, особенно наружная, или также верхняя часть радиальной стенки, на срезе коротко или длинно клиновидная (*I. anguifuga, I. notha, I. tenuifolia*) либо булавовидная (*I. songarica*). Редко (*I. lactea*) оболочка клеток полностью утолщена. У *Iridodictyum bakerianum* в отличие от других видов наружная стенка клеток экзотесты довольно тонкая. Утолщенные клеточные оболочки в экзотесте либо бесцветные, либо импрегнированы танинами. В наружной тангенциальной стенке многих видов ясно различим кутинизированный слой. У *Hermodactylus tuberosus*, *Iridodictyum bakerianum*, *Iris laevigata*, *I. pseudacorus*, *I. chrysographes* и видов типового подрода он, по-видимому, отсутствует.

ТАБЛИЦА 2

Строение семенной кожуры у изученных видов рода *Iris* s. l.

Вид	Толщина, мкм	Число слоев	Основная локализация танинов	Экзотеста		Клетки мезотесты	Эндотеста			Число клеточных слоев в тегмене
				утолщения радиальных клеточных стенок	танины в наружной тангенциальной стенке		число слоев	уплощенность клеток	наличие «пористости»	
Hermodactylus tuberosus	120—300	5—8	энт	Отсутствуют	±	Сжатые толстостенные	1—2	—	—	1—2
Iridodictyum bakerianum	96—180	5—6	Все слои	»	—	Сжатые тонкостенные	1—2	—	±	2
Iris albertii	340—720	13—20	» »	»	—	Сжатые тонкостенные, вкрапления таниновых клеток	3—5	—	±	1—2
I. anguifuga	456—732	21—22	экт, энт	Клиновидные	—	То же	2—3	—	—	1—2
I. chrysographes	200—240	7—9	экт, энт	Слабые в средней части стенки	+	Сжатые тонкостенные	4—5	+	+	2
I. grant-duffii	60—120	6—8	экт, энт	Отсутствуют	+	То же	1—2	—	±	1—2
I. halophila	96—132	8—10	экт, мт	Коротко клиновидные	—	» »	2	+	—	1—2
I. notha	222—408	15—17	Все слои	Коротко клиновидные	—	Сжатые тонкостенные, вкрапления таниновых клеток	2	—	+	1—3
I. imbricata	200—460	7—9	» »	Отсутствуют	—	То же	2—4	±	+	2—3
I. lactea	252—600	13—14	экт, энт	Вся оболочка утолщена	+	Сжатые толстостенные	4—5	+	±	2
I. laevigata	288—360	11—12	То же	Отсутствуют	+	Несжатые, с утолщенной и лигнифицированной оболочкой	1	—	—	1—2
I. pseudacorus	300—360	6—7	экт	»	+	То же	1	—	+	1—2
I. songarica	204—516	17—19	Все слои	Булавовидные в верхней части стенки	—	Сжатые толстостенные, вкрапления таниновых клеток	2	—	+	2
I. tenuifolia	220—780	11—15	экт, энт	Удлиненно клиновидные		То же	1—3	+	±	2
I. variegata	680—850	17—22	Все слои	Отсутствуют	—	Сжатые тонкостенные, вкрапления таниновых клеток	2—6	—	±	1—2

Примечание. мт — мезотеста, экт — экзотеста, энт — эндотеста; (+) — присутствие признака, (—) — отсутствие признака, (±) — слабая выраженность признака

Мезотеста представлена клетками паренхимы. Она однородная или с вкраплением таниновых клеток, 4—18-слойная, в основном из более или менее сжатых клеток, с утолщенной оболочкой или тонкостенных, редко (*I. laevigata*, *I. pseudacorus*) несжатых, округлых, с утолщенной и лигнифицированной оболочкой. Иногда (например, у *I. halophila*, *I. grant-duffii*) этот слой плохо различим, почти бесструктурный. В семенной кожуре некоторых видов (*I. songarica, I. tenuifolia*), большей частью с крупно-морщинистой семенной кожурой, клетки мезотесты имеют утолщенную оболочку и сильно сжаты лишь в участках между складками семенной кожуры. В складках этот слой рыхлый, с крупными межклетниками.

Эндотеста 1—6-слойная, большей частью из 1—3, у некоторых видов 6 слоев неуплощенных или немного уплощенных клеток со слегка утолщенной оболочкой и твердым коричневым танинoносным содержимым. Видимая в этих клетках «пористость» оболочек обусловлена, по-видимому, лакунами в танинoносном содержимом. Виды различаются по степени развития слоя: наличию и степени уплощенности клеток, числу составляющих его клеточных слоев, толщине клеточных оболочек, их «пористости», количеству танинов. *I. lactea* выделяется среди других видов по структуре эндотесты: она образована 4—5 слоями мелких, уплощенных клеток, оболочки которых слабо утолщены, поэтому нет резкой границы между мезо- и эндотестой (табл. II, *2, 3*). Особое строение эндотесты наблюдается также у *I. chrysographes* (табл. III, *11*): она образована 4—5 слоями уплощенных таниновых клеток с извилистыми оболочками, имеющими сильную «поровость».

Тегмен состоит либо из 1 слоя клеток (эндотегмена), либо из 1—2 слоев (эндо- и экзотегмена) (табл. 2). Клетки эндотегмена различаются у видов по величине, степени уплощенности и толщине клеточных стенок. Наиболее мелкоклеточный эндотегмен имеется у *I. halophila, I. grant-duffii, I. songarica, I. tenuifolia*; крупные клетки характерны для *I. lactea, I. laevigata, I. pseudacorus* и *Hermodactylus tuberosus*. У большинства видов значительно утолщена наружная тангенциальная стенка этих клеток, прилегающая к эндосперму, а у *Hermodactylus tuberosus* и *I. grant-duffii* — обе тангенциальные стенки. У многих видов (*I. anguifuga*, *I. halophila*, *I. lactea, I. laevigata, I. pseudacorus*, *I. tenuifolia* и др.) заметна мелкая пористость радиальных стенок клеток; поры удлиненные. Экзотегмен также различается у видов по степени утолщения клеточных стенок: утолщена наружная тангенциальная стенка (*I. halophila*, *I. grant-duffii, I. songarica, I. tenuifolia*), наружная и радиальные стенки (*I. lactea*), обе тангенциальные стенки (*Hermodactylus tuberosus*, *Iridodictium bakerianum*), вся клеточная оболочка (*I. chrysographes*).

По особенностям строения экзо- и мезотесты у изученных видов можно выделить 3 структурных типа семенной кожуры.

I. Мезотеста многослойная, из сжатых клеток, формирует складки семенной кожуры. Клетки экзотесты с ровной, вогнутой, или слабо выпуклой наружной тангенциальной стенкой — большинство изученных видов (табл. I—3, *8—11*; IV).

II. Мезотеста многослойная, из несжатых округлых клеток с лигнифицированной оболочкой, семенная кожура без складок. Клетки экзотесты с ровной или слегка вогнутой наружной тангенциальной стенкой — серия *Laevigatae* (табл. III, *1—7*). Виды этой группы *I. pseudacorus* (табл. III, *1—3*) и *I. laevigata* (табл. III, *4—7*) очень сходны по строению семенной кожуры. Первый вид отличается от второго характером ультраскульптуры поверхности семенной кожуры, а также меньшим числом клеточных слоев мезотесты и сильно развитой пористостью ее оболочек (табл. III, *3*).

III. Мезотеста слабо развита или почти полностью облитерирована, большей частью не участвует в образовании складок семенной кожуры (*Iridodictiym bake-*

rianum — табл. V, *5—8*) или участвует наравне с клетками экзотесты, имеющими выпуклую наружную тангенциальную стенку — *Hermodactylus tuberosus, Iris grant-duffii* (табл. V, *1—4*). Сходное строение семенной кожуры описано у *Iridodictyum reticulatum* (Оганезова, 1997). *H. tuberosus* (табл. V, *4*) выделяется в этой группе по двум признакам: мезотеста образована очень крупными, сжатыми клетками с утолщенной оболочкой; эндотеста не участвует в образовании складок семенной кожуры.

Семенная кожура первого типа наиболее вариабельна. Виды с такой кожурой можно разделить на 5 групп:

1) Подрод *Tenuifoliae* (Diels.) Doronkin — *I. songarica* (табл. I, *1—3*), *I. tenuifolia* (табл. I, *4, 5*), *I. anguifuga* (табл. I, *6, 7*): семенная кожура сильно складчатая, многослойная и довольно толстая (205—780 мкм). Экзотеста палисадовидная, из радиально удлиненных клеток с большим количеством танинов; утолщены как тангенциальные, так и (частично) радиальные клеточные стенки; наружная стенка сильно кутинизирована. Мезотеста хорошо развита и воздухоносная в складках семенной кожуры. Диагностическими признаками видов являются форма утолщений радиальных стенок клеток экзотесты (клиновидные, удлиненно-клиновидные, булавовидные), а также число клеточных слоев в мезотесте (см. табл. 2) и толщина оболочек ее клеток. Мезотеста у *I. anguifuga* более многослойная, из тонкостенных клеток, на отдельных участках семенной кожуры в ней имеется наружная прерывистая зона из неуплощенных таниновых клеток. У двух других видов мезотеста из меньшего числа слоев клеток с утолщенной оболочкой. По форме утолщения оболочки клеток экзотесты и по характеру мезотесты семенная кожура *I. anguifuga* менее специализирована, чем у других видов этой группы, что согласуется с мнением Родионенко (2004) о том, что этот вид, выделенный им в отдельный род *Ophioiris*, а Y. T. Zhao в отдельную секцию, является весьма архаичным. *I. songarica* и *I. tenuifolia*, по-видимому, являются близкими видами, что подтверждается сходством в строении их семенной кожуры. Каждый из этих видов, однако, был выделен А. С. Невским (1937) в 2 самостоятельных рода — *Sclerosiphon* и *Cryptobasis* (соответственно), которые недавно восстановлены (Мавродиев, Алексеев, 2003; Родионенко, 2006б).

2) Вид *I. lactea* (табл. II, *1—3*), выделяемый в отдельный подрод *Eremiris* (Spach, 1846; Доронькин, 1990) или род *Eremiris* (Spach) Rodionenko (Родионенко, 2006а), составляет вторую группу. Для него характерна мощная палисадовидная, 1—2-слойная экзотеста из клеток с полностью утолщенной оболочкой (табл. II, *2, 3*), которая, по мнению Доронькина (1990), является признаком подрода, а также особое строение эндотесты, морфологически слабо отличающейся от мезотесты. Интенсивная окраска эндотесты суданом (табл. II, *3*) указывает, однако, на химическую обособленность этого слоя (высокое содержание жироподобных веществ), что полностью соответствует его характеристике как «липоидного».

3) Виды *I. notha* и *I. halophila*, выделяемые в отдельную секцию (Алексеева, 2005), подрод (Родионенко, 1961; Доронькин, 1990) или род *Xyridion* (Tausch) Fourr., недавно восстановленный Родионенко (2004), по ряду признаков семенной кожуры — ее многослойности (у *I. notha*), немного уплощенным танинсодержащим клеткам экзотесты с кутинизированной наружной стенкой, клиновидным утолщениям в верхней части их радиальных стенок (табл. II, *7*) — сходны с видами подрода *Tenuifoliae*. Особенностью *Xyridion* является отслаивание экзотесты (табл. II, *5*). В семенной кожуре *I. halophila* (табл. II, *9*, *10*), хотя и имеющей упрощенное строение, сохраняются все 4 зоны, присущие ирисам.

4) Уникальное строение семенной кожуры найдено у представителя серии *Sibiricae* — *I. chrysographes* (табл. III, *9—11*): экзотеста слизесодержащая (табл. III, *11*), в сухом состоянии пленчатая (табл. III, *10*); мезотеста слабо развита, семенная кожура расслаивается по ее внутреннему слою; эндотеста многослойная. Слизь в наружном слое семенной кожуры некоторых видов ирисов (из подродов *Ioniris* и *Psammiris*), произрастающих в Сибири, была ранее обнаружена В. М. Чайкой (1971).

5) Семенная кожура изученных видов бородатых ирисов (все 3 из типовых подрода и секции, по системе Mathew, 1989) мелко-складчатая, имеет сходное строение (табл. IV, *2—4*; табл. 2). Она довольно массивная, 200—850 мкм толщ., многослойная (13—22 слоя клеток), с пленчатой экзотестой и широкой паренхимной мезотестой. Экзотеста характерного строения: пленчатая, 1-слойная, местами 2-слойная, из сильно сжатых танинсодержащих клеток с одинаково утолщенными и неокрашенными танинами тангенциальными стенками (*I. imbricata*, *I. albertii*) или значительно утолщена лишь наружная клеточная стенка (*I. variegata*). Границы клеток трудноразличимы или практически неразличимы (*I. imbricata*). Мезотеста состоит из тонкостенной паренхимы, менее сжатой и воздухоносной в области складок семенной кожуры; в ее ткань вкраплены многочисленные таниновые клетки. Эндотеста многослойная (2—6 слоев клеток), с характерным варьированием числа слоев, наиболее значительным у *I. variegata*, у *I. imbricata* с крупной и редкой поровостью клеточных стенок. Таким образом, *I. variegata* отличается от двух других видов характером утолщения оболочки клеток экзотесты (значительно утолщена лишь наружная тангенциальная стенка клеток, а не обе тангенциальные стенки) и сильным варьированием числа клеточных слоев эндотесты; этот вид был выделен Н. Б. Алексеевой (2005) в отдельную серию.

Анализ полученных материалов показывает, что в процессе эволюции рода *Iris* заметно изменяется строение наружного слоя семенной кожуры (рис. 1). Основными направлениями трансформации экзотесты, по-видимому, были: появление вторичных утолщений на радиальных клеточных стенках (рис. 1, *1*→*2*, *1*→*3*), слизевых клеток, способности отслаиваться (рис. 1, *1*→*4*), развитие в мощный палисадовидный слой из клеток с полностью утолщенной оболочкой (рис. 1, *1*→*5*) или сильное уплощение клеток до почти бесструктурной пленки (рис. 1, *1*→*6*), появление выпуклой наружной клеточной стенки (рис. 1, *1*→*7*). Многие надвидовые таксоны ранга подрода или секции имеют характерные особенности экзотесты, которые могут служить диагностическими признаками.

Согласно результатам настоящего исследования, по строению семенной кожуры, как и по серологическому составу запасных белков семян (Шнеер, 1990), различия между изученными сегрегатными родами (*Hermodactylus*, *Iridodictium*) и родом *Iris* менее значительны, чем в пределах рода *Iris*. Обращает на себя внимание то, что произрастающие в Средиземноморье виды с особенным строением вегетативных подземных органов (луковица, сходное с ней плотное укороченное корневище, клубневидные корни) имеют также особое и сходное строение семенной кожуры. Отмеченные выше ее отличительные особенности у *Hermodactylus tuberosus*, возможно, свидетельствуют о независимом формировании этого типа семенной кожуры. Луковичные формы ирисов считаются вторичными по отношению к корневищным (Родионенко, 1961). Это положение подтверждают результаты молекулярного исследования рода (Wilson, 2006). Оно согласуется и с нашим предположением о производном характере семенной кожуры луковичных видов и видов с клубневидными корнями: неправильно- и сближенно мелко-складчатая, тонкая, малослойная, с редуцированной мезотестой, она соответствует одним из самых мелких семян у этих видов.

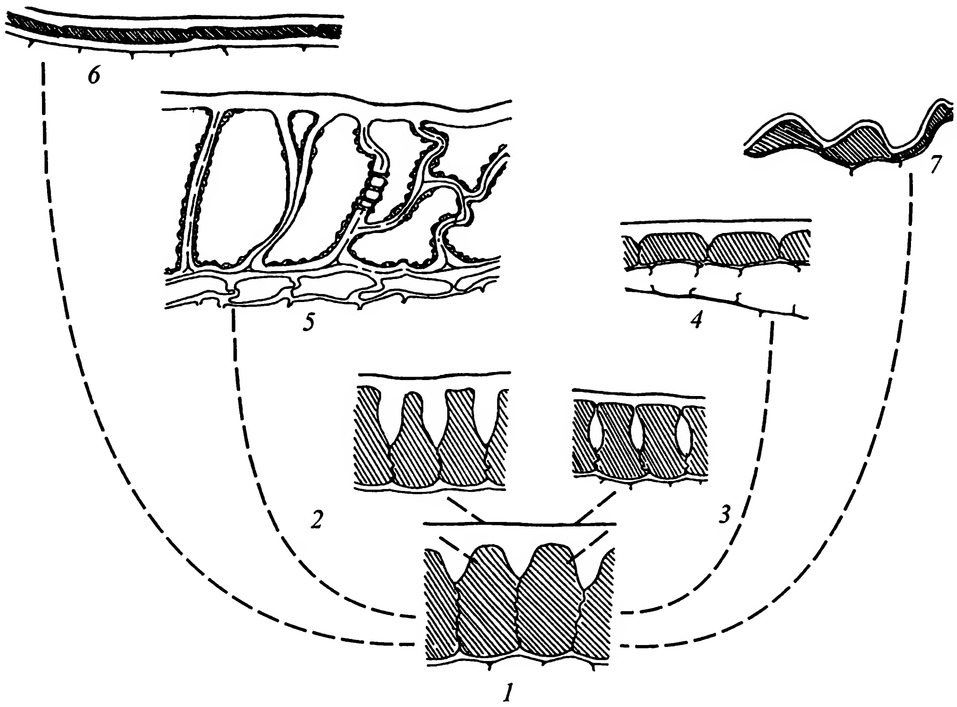


Рис. 1. Возможные направления трансформации экзотесты у представителей рода *Iris* s. l.

1 — *I. anguifuga*, секция *Ophioiris* Y. T. Zhao (=*Rodionenko*); *2* — *I. tenuifolia*, подрод *Tenuifolie* (Diels) Doronkin; *3* — *I. songarica*, подрод *Tenuifoliae* (Diels) Doronkin; *4* — *I. notha*, подрод *Xyridion* (Tausch) Spach em. Rodionenko; *5* — *I. lactea*, подрод *Eremiris* Spach; *6* — *I. imbricata*, подрод *Iris*; *7* — *Iridodictyum bakerianum*.

H. Huber (1969) и H.-M. Dahse (1992) предположили у ирисов тенденцию к трансформации формы семени в направлении усиления его неровности и вытянутости (в том числе, очевидно, ограненности), что обеспечивает закономерное местоположение семян внутри плода. Отмеченная ими также тенденция к увеличению поверхности семени за счет морщинистости семенной кожуры сохраняется и у мелких семян рассматриваемой нами группы, но обеспечивается другими структурами. Можно построить морфологический ряд (рис. 2), соединяющий корневищные виды из подрода *Limniris* (например, архаичный *I. anguifuga* — рис. 2, *1*), *I. grant-duffii* (из этого же подрода) и *Iridodictyum*, который показывает постепенную редукцию мезотесты и уменьшение ее роли в складкообразовании семенной кожуры. Если у *I. grant-duffii* (рис. 2, *2*) на одном семени имеются все переходы от складкообразования мезотестой до их формирования отдельными клетками экзотесты с выпуклой наружной тангенциальной стенкой и даже эндотестой, то у *Iridodictyum* (рис. 2, *3*) образование складок семенной кожуры происходит почти всегда без участия средних слоев тесты. Таким образом, у представителя серии *Syriacae* (*I. grant-duffii*) строение семенной кожуры, как и вегетативных органов, имеет переходный характер. По мнению Mathew (1989), определенные связи между «Reticulata»-группой (= *Iridodictyum*) и корневищными видами из ser. *Syriacae* (подрод *Limniris*) свидетельствуют о подродовом ранге группы Reticulata.

На основании полученных результатов можно сделать вывод, что по строению семенной кожуры нет резкого различия между изученными бородатыми ириса-

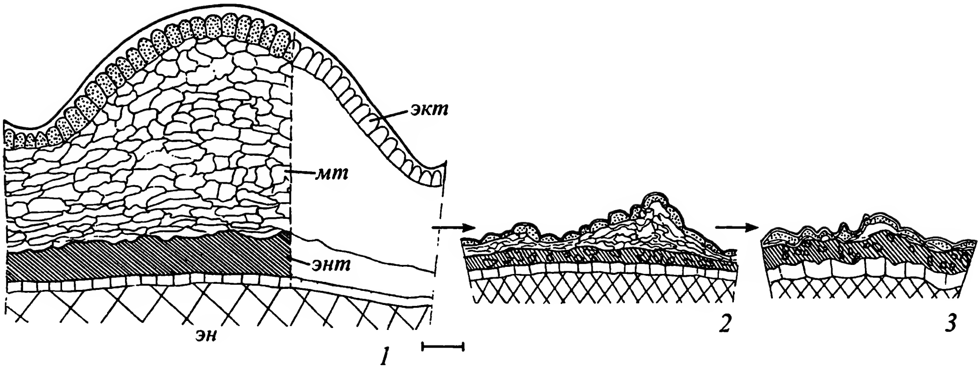


Рис. 2. Одно из направлений эволюции семенной кожуры ирисов — редукция мезотесты со сменой формы складчатости.

1 — *I. anguifuga*, *2* — *I. grant-duffii*, *3* — *Iridodictyum bakerianum*. Обозначения, как на табл. I. Масштабные линейка — 100 мкм.

ми, семенная кожура которых относится к одному типу, и безбородыми, у которых встречаются 3 типа семенной кожуры; между собой они различаются в меньшей степени, чем группы видов безбородых ирисов. Эти результаты согласуются с выявленной серологической гетерогенностью безбородых ирисов (Шнеер, 1999) и подтверждают, в свою очередь, мнение Родионенко (1961) о том, что эта группа филогенетически древняя, особенно вид *I. anguifuga*, названный им «живым ископаемым» (Родионенко, 2004). Согласно Шнеер (1999), высокий уровень серологической гетерогенности свидетельствует о том, что безбородые ирисы вряд ли можно отнести к одной секции, как в системе Mathew (1981, 1989). Отчасти разнообразие анатомического строения их семенной кожуры связано с экологической гетерогенностью группы. Так, особенности ее структуры у гидрофитов *I. pseudacorus* и *I. laevigata* (расслаивание с образованием воздушной полости, несжатая воздухоносная мезотеста, формирующая «плавательную корку», очень крупные клетки эндотегмена) ясно показывают адаптивность к условиям обитания в водной среде, что отмечалось и предыдущими исследователями (Родионенко, 1961; Huber, 1969; Чайка, 1971).

Небольшое число изученных видов «бородатых» ирисов и их принадлежность лишь к типовому подроду и секции (по системе Mathew, 1989) не дает возможности рассмотреть в свете полученных результатов имеющееся представление об этой группе, как более однородной и молодой, чем «безбородые» ирисы (Родионенко, 1961; Шнеер, 1999). Вместе с тем строение экзотесты, превратившейся в бесструктурную (или почти бесструктурную) пленку, а также ограненные семена D-формы свидетельствуют, по нашему мнению, о производной структуре семени у изученных видов бородатых ирисов по отношению к некоторым безбородым, в частности, *I. anguifuga*.

Благодарности

Авторы признательны Г. И. Родионенко и И. А. Макаровой за полученный материал и ценные советы, Н. Б. Алексеевой за критические замечания и содействие при подготовке статьи, А. А. Оскольскому за помощь в переводе работ немецких авторов, Л. А. Карцевой за помощь в работе на СЭМ, Г. И. Петровой за изготовление фотографий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Н. Б. Виды рода *Iris* L. во флоре России. Проблемы охраны в природе и Интродукции: дис... канд. биол. наук. СПб., 2005. 229 с.

Алексеева Н. Б. Новая секция рода *Iris* (*Iridaceae*) и номенклатурные комбинации в ранге секции // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 7. С. 1095—1097.

Алексеева Н. Б., Миронова Л. Н. Критические заметки о некоторых видах рода *Iris* (*Iridaceae*) в Сибири и на Дальнем Востоке России // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 6. С. 916—925.

Доронькин В. М. Обзор сибирских видов рода *Iris* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 409—416.

Ирисы (ред. Родионенко Г. И., Дрягина И. В., Татенбергер П. Ф.). 1981. М., 156 с.

Мавродиев Е. В., Алексеев Ю. Е. Морфолого-биологические особенности рода *Cryptobasis* (*Iridaceae*) в связи с его систематикой // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 50.

Невский С. А. Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1. М.; Л. 1937. Вып. 4. С. 199—346.

Оганезова Г. Г. Структура семени некоторых ирисовых в связи с систематикой, географией и филогенией семейства *Iridaceae*. I. Подсемейства *Nivenoideae* и *Iridoideae* // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 2. С. 14—29.

Родионенко Г. И. Род Ирис. М.; Л., 1961. 215 с.

Родионенко Г. И. *Ophioiris* — новый род семейства *Iridaceae* // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 8. С. 1359—1361.

Родионенко Г. И. О независимости рода *Xyridion* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 1. С. 55—59.

Родионенко Г. И. *Eremiris* — новый род семейства *Iridaceae* // Бот. журн. 2006а. Т. 91. № 11. С. 1707—1712.

Родионенко Г. И. О самостоятельности рода *Sclerosiphon* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 2006б. Т. 91. № 12. С. 1895—1898.

Родионенко Г. И. О самостоятельности рода *Limniris* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 4. С. 547—554.

Чайка В. М. Строение семян некоторых видов ириса Западной и Восточной Сибири // Качество семян в связи с условиями их формирования при интродукции. Новосибирск, 1971. С. 119—127.

Шнеер В. С. Серотаксономическое исследование рода *Iris* s. l. (*Iridaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 804—810.

Шнеер В. С. Серотаксономическое исследование рода *Iris* s. str. (*Iridaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 9. С. 37—46.

Brandza M. Devéloppement des téguments de la grain // Rev. Génér. Bot. 1891.T. 3. P. 28—33.

Dahlgren R. M. T., Clifford H. T., Yeo P. E. The families of the monocotyledons. New York, 1985. 520 p.

Dahse H.-M. Beiträge zur Samen-Morphologie der Gattung *Iris* L. // Beitr. Phytotaxon. 1992. 15 F. S. 51—67.

Goldblatt P. Phylogeny and classification of *Iridaceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1990. Vol. 77. N 4. P. 607—627.

Huber H. Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren // Nitt. Bot. Staatsamml. München. 1969. Bd 8. Hf 2. S. 219—538.

Mathew B. The *Iris* L. London, 1981. 202 p.

Mathew B. *Iris*, subgenus *Hermodactyloides* or the reticulata irises // Herbertia. 1988. Vol.45. N 1. 2. P. 124—130.

Mathew B. The *Iris* L. London, 1989. 215 p.

Nagy I. Beiträge zur Kenntnis der *Iris*-Samen // Bot. Közl. 1927. Bd 24. S. 30—47.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen // Handb. Pflanzenanat. Berlin, 1926. Bd 10. S. 1—365.

Spach E. Revisio Genus *Iris* // Ann. Sci. Nat. (Paris). 1846. Sér. 3. T. 5. P. 89—111.

Waddick J. W., Zhao Y. T. Iris of China. Portland, 1992. 192 p.

Wilson C. A. Patterns of evolution in characters that define iris subgenera and sections // J. T. Columbus, E. A. Friar, J. M. Porter, L. M. Prince, M. G. Simpson (eds). Monocots. Comparative biology and evolution. Aliso. 2006. Vol. 22. P. 425—433.

SUMMARY

Seed coat structure is examined in 15 species of genera *Iris* (subgenera *Iris*, *Limniris*), *Hermodactylus* and *Iridodictyum*. 3 structural types of the seed coat are distinguished on the basis of exotesta and mesotesta peculiarities: 1) mesotesta multilayered, of compressed cells, forms seed coat folds (majority of the species studied); 2) mesotesta multilayered, of uncompressed rounded cells with thickened lignified cell wall, seed coat is without the folds (ser. *Laevigatae*); 3) mesotesta is weakly developed or almost completely reduced, does not take part in the seed coat folds formation, or does on a level with exotesta cells, having convex outer tangential wall (*Hermodactylus*, *Iridodictyum*, *Iris grant-duffii*). By seed coat characters the differences between segregate genera *Hermodactylus*, *Iridodictyum* and genus *Iris* are lesser than within the *Iris*; seed coat structure in *Iris grant-duffii* being of transitional character between subgenus *Limniris* and *Iridodictyum* (=subgenus *Hermodactyloides*). There are no sharp differences by these characters between bearded and beardless irises, however, in the first group (only 3 species examined) the seed coat is of the same structural type, whereas in the second 3 structural types of the seed coat occur, what is connected partly with ecological heterogeneity of the group. Certain evolutionary trends are suggested. Seed coat differentiation, obviously, followed mainly the path of exotesta transformation — cell flattening or appearance of convex outer tangential cell wall, appearance of secondary thickenings of radial cell walls and exfoliation aptitude. One of the directions is gradual reduction of the mesotesta in row *Limniris* → *Iridodictyum* and decrease of its part in seed coat plication.

УДК 582.948 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 11

© О. Д. Никифорова

МОРФОЛОГИЯ И СТРУКТУРА ПОВЕРХНОСТИ ЭРЕМОВ ВИДОВ РОДА *MERTENSIA* (*BORAGINACEAE*)

O. D. NIKIFOROVA. MORPHOLOGY AND STRUCTURE OF EREM SURFACE OF THE GENUS *MERTENSIA* SPECIES (*BORAGINACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383)230-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.su

Поступила 17.05.2007
Окончательный вариант получен 09.07.2008

Впервые с помощью сканирующего электронного микроскопа исследована поверхность эремов и ультраскульптура перикарпия у 26 азиатских и североамериканских видов рода *Mertensia* из сем. *Boraginaceae.* Выявлено 3 типа поверхности эремов: ровная, складчатая (варианты: извилисто-складчатая, гребенчато-складчатая, морщинисто-складчатая) и бородавчатая и 4 типа ультраскульптуры перикарпия: ямчатая, сосочковато-морщинистая, ячеисто-шиповатая и шиповатая. В сем. *Boraginaceae* признаки ультраскульптуры перикарпия могут быть использованы для выявления родственных отношений таксонов разного ранга.

Ключевые слова: *Boraginaceae*, *Mertensia,* поверхность эремов, ультраскульптура перикарпия.

В сем. *Boraginaceae* Juss. род *Mertensia* Roth — единственный таксон, виды которого почти поровну распределены между Северной Америкой и внетропической Азией. Он включает около 45 видов, при этом в роде отсутствуют мало- и однолетние виды. В Азии наибольшее разнообразие видов отмечается по Тихоокеанскому побережью и в горах Южной Сибири; в Северной Америке — в Сонорской области и Скалистых горах. Большинство видов обитает в альпийском, субальпийском и лесном горных поясах. Только *M. maritima* (L.) S. F. Gray и близкий ему *M. asiatica* Macbr. встречаются по морским литоралям.

Как и у всех представителей сем. *Boraginaceae*, в роде *Mertensia* плод представлен ценобием. Он состоит из гинобазиса (карпобазиса), к которому прикрепляются опадающие односеменные части плода — эремы. Гинобазис у видов рода *Mertensia* низкопирамидальный и является признаком более высокого таксономического ранга. Впервые на важность признаков эремов рода *Mertensia* обратил внимание М. Г. Попов (1953а, б). Он описал морфологию эремов 14 внетропических азиатских видов и их признаки использовал для построения системы рода. L. Williams (1937), монограф североамериканских видов рода, подробно охарактеризовал морфологию эрема лишь одного из 24 видов — *M. macdougalii* Heller. Авторы региональных американских «Флор» (Abrams, 1967; Cronqwist, 1984, и др.) не привлекали признаки эремов в качестве диагностических. Сведения о скульптуре поверхности эремов рода *Mertensia*, за исключением одного вида *M. rivularis* (Turcz.) DC., изученного С. В. Овчинниковой (2007а), отсутствуют. Эффективность использования признаков эремов, в том числе ультраскульптуры перикарпия, не оспаривается ни зарубежными, ни отечественными ботаниками (Barthlott, 1981; Буданцев, 1993а, б, и др.).

В сем. *Boraginaceae* морфологические особенности эремов и скульптуры их поверхности успешно были использованы для решения вопросов систематики и эволюции в трибах *Eritrichieae* Benth. et Hook. fil. (Овчинникова, 2006, 2007а, б) и *Myosotideae* Reichenb. (Никифорова, 2006а). В связи с этим нами предпринято изучение поверхности эремов и ультраскульптуры перикарпия у видов рода *Mertensia* из разных секций.

Материал и методика

С помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) изучена поверхность эремов и ультраскульптура перикарпия 26 видов рода *Mertensia*.

Отобранные из гербарных коллекций Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS, NSK) зрелые эремы закрепляли клеем «Момент» на металлический столик, затем напыляли медью и просматривали на СЭМ марки Multiscan 200 GS, LEO 420. Внешний вид эремов и его поверхность изучали при увеличении × 60, а ультраскульптуру перикарпия просматривали в средней части спинной стороны эрема при увеличении × 400. У вариабельных видов и видов с широким ареалом поверхность эремов и ультраскульптура перикарпия исследовалась из разных географических местонахождений. Для описания особенностей поверхности эремов и ультраскульптуры перикарпия была использована терминология, предложенная W. Stearn (1983), а позднее дополненная А. Л. Буданцевым (1993а, б) при изучении плодов трибы *Nepeteae* Benth. сем. *Lamiaceae* Lindl. и Овчинниковой (2006, 2007а, б) для плодов трибы *Eritrichieae* сем. *Boraginaceae*.

Результаты исследования

Виды рода *Mertensia* расположены по системе, предложенной Поповым (1953а, б), с учетом системы Williams (1937). Род *Mertensia* он разделил на 6 секций: *Typomertensia*, *Eumertensia, Steenhammera, Neuranthia* Williams, *Mertensianthe* и *Oreocharis* (Decne) M. Pop. Многовидовая типовая секция *Eumertensia* разбита на группы близкородственных видов (Greges). Во Флоре СССР азиатские виды близкого родства объединены в серии (Series), которые по составу идентичны Greges, поэтому для азиатских видов в скобках указываем принадлежность к серии.

Mertensia секция *Steenhammera* (Reichb.) A. Gray

1. *M. maritima* (L.) S. F. Gray (табл. I, *1—5*). Эремы 2.5—3.5(4.5) мм дл., темно-коричневые, дорсивентрально сжатые, с низкими боками, вытянутой заостренной верхушкой, с прямой или слабо выпуклой овальной спинкой без окрыления. Брюшной киль выражен и переходит в супрабазальный цикатрикс. Поверхность ровная, голая. Ультраскульптура перикарпия (УП) ямчатая, образована продолговатыми изодиаметрическими полигональными клетками. Антиклинальные стенки клеток (АС) утолщенные и слегка выступают; наружные периклинальные стенки (НПС) в плане в разной степени вдавленные.

У исследованных образцов размер клеток и степень утолщения их стенок различны. Более крупные клетки отмечены у эремов с Чукотского п-ова (табл. I, *4, 5*). Они имеют УП выраженно ямчатую, АС сильно утолщены, а НПС вогнутые. У образца из Норвегии (табл. I, *1—3*) АС слабо утолщенные, а НПС в плане слабовогнутые или прямые.

Исследованные образцы: Чукотский п-ов, залив Провидения, островок Эрдмана, берег бухты Всадник, VII 1932, Е. Дервиз-Соколова (LE); Norvegia Kirkenes, 10 IX 1899, C. W. Toutell (LE); Мурманская обл., берег Баренцова моря, пос. Териберка 30 VII 1956, Е. Победимов и др. (NSK).

2. *M. asiatica* (Takeda) Macbr. (табл. I, *6—9*). Эремы 5—5.5 мм дл., темно-коричневые, низко тетраэдрические, морфологически сходные с эремами *M. maritima*, от которых отличаются размерами и более высокими боками. Поверхность ровная, голая. УП ямчатая, образована продолговатыми изодиаметрическими полигональными клетками. АС утолщенные и слегка выступают; НПС в плане в разной степени вдавленные.

Исследованные образцы: Приморский край, залив Петра Великого, о-в Шкота, северная оконечность, 21 VIII 1978, В. А. Недолужко, Н. И. Денисов (LE); Южный Сахалин, пос. Ново-Тамбовское, пос. Ульяновка, на берегу Анивского залива, 1959, № 1303, Е. Победимова, Г. Коновалов (LE).

У образца с Южного Сахалина (табл. I, *8, 9*) ямчатая УП выражена отчетливее по сравнению с образцом с побережья залива Петра Великого (табл. I, *6, 7*).

К этой секции относятся 2 близкородственных вида, из них большинством исследователей не признается самостоятельность *M. asiatica* (Williams, 1937; Попов, 1953а, б; Старченко, 1987, и др.). По нашим данным, эти виды являются морфолого-географическими расами, различающимися размерами цветка и эремов. УП эремов *M. asiatica* характеризуется более крупными клетками перикапия с утолщенными АС, что отличает их от УП *M. maritima*.

Mertensia секция *Mertensia* (*Eumertensia*)
группа родства *Sibiricae* M. Pop.

3. *M. sibirica* (L.) G. Don fil. (табл. I, *10—13*). Эремы 4—4.5(5) мм дл., светло-зеленые, тетраэдрические с тупой верхушкой, выпуклой эллиптической без окрыления спинкой и высокими боками, переходящими в широкую ножку, с помощью которой они прикрепляется к гинобазису. Брюшной киль выражен на верхушке. Поверхность извилисто-морщинистая. УП эремов ячеисто-шиповатая. АК вдавлены и слегка извилистые, НПС в плане выпуклые, простые или шиповатые.

Исследованные образцы: Якутия, среднее течение р. Вилюя, 1928, Андрезан (LE); Якутия, Олекминский р-н, долина р. Лены, против устья р. Русская, 12 VII 1952, М. Караваев (LE); Бурятия, долина р. Пьяной, 10 км от пос. Ильинка, 20 VI 1970, М. А. Рещиков (LE); Иркутская обл., Тайшетский р-н, долина р. Бирюса, пос. Соляная, 4 VII 1979, Киселева, Малахова (NSK).

У образца из Иркутской обл. (табл. I, *10, 11*) и Якутии (табл. I, *12, 13*) УП сходная.

4. *M. jenisseensis* M. Pop. (табл. II, *1, 2*). Эремы 4—4.5(5) мм дл., морфологически сходные с эремами *M. sibirica*. Поверхность морщинистая, особенно по бокам. УП эремов ячеисто-шиповатая. АК вдавлены и слегка извилистые, НПС в плане выпуклые, в центре с шипиком.

Исследованные образцы: Иркутская обл., Балаганский р-н, д. Щербаковой, долина р. Еловки, 27 VI 1907, Н. Мальцев (NSK).

M. jenisseensis морфологически слабо отграничен от *M. sibirica*, спорадически распространен в пределах ареала *M. sibirica*. УП подтверждает слабую обособленность данного вида.

5. *M. popovii* N. Rubtz. (табл. II, *3, 4*). Эремы 2.3—3.0 мм дл., зеленовато-коричневые, дорсивентрально сжатые, с коротко оттянутой верхушкой, прямой овальной без окрыления спинкой и низкими боками. Брюшной киль выражен, переходящий в супрабазальный цикатрикс. Поверхность складчатая, складки разной длины и ширины. УП шиповатая.

Исследованный образец: Джунгарский Алатау.

УП *M. popovii* существенно отличается от УП типового вида ряда, что указывает на отсутствие близкого родства видам серии *Sibiricae*. Форма эрема, его поверхность и УП указывает на родство видам ряда *Lanceolatae* и *M. virginica*, относящегося к секции *Typomertensia*.

Mertensia секция *Mertensia* группа родства *Utriculosae* M. Pop.

6. *M. serrulata* (Turcz.) DC. (табл. II, *5—7*). Эремы 2.5—2.8 мм дл., зеленовато-коричневые, дорсивентрально сжатые, с вытянутой верхушкой, килеватой, эллиптической, с едва заметным окрылением по краю (кайма 0.2 мм шир.), спинкой с низкими боками, сходящимися в супрабазальный цикатрикс. Брюшной киль выражен. Поверхность извилисто-мелко складчатая, с редкими бородавками. УП шиповатая.

Исследованный образец: Бурятия, Становое нагорье, хр. Баргузинский, окр. сел. Аллы, 17 VIII 1965, М. Иванова (NSK).

7. *M. tarbagataica* B. Fedtsch. (табл. II, *8, 9*). Эремы 3.5 мм дл., зеленовато-коричневые, дорсивентрально сжатые, с вытянутой верхушкой, с прямой широкоовальной без окрыления спинкой, низкими боками, сходящимися в супрабазальный цикатрикс. Брюшной киль выражен. Поверхность редко и мелко складчатая. УП эремов мелко-ячеисто-шиповатая. АК вдавлены и слегка извилистые, НПС в плане выпуклые, простые или шиповатые.

Исследованный образец: Казахстан, хр. Саур, верховья р. Кызылкия, 15 VI 1995 (SSBG).

Представители ряда *Utriculosae*, объединенные по сходству венчика и чашечки (сросшиеся доли), показывают разное родство по морфологии эремов и УП. УП *M. serrulata* морфологически близка видам ряда *Cristatae*, а УП *M. tarbagataica — M. sibirica*.

Mertensia секция *Mertensia* группа родства *Cristatae* M. Pop.

8. *M rivularis* (Turcz.) DC. (табл. II, *14, 15*). Эремы 3.5—4.0 мм дл., светло-зеленые, дорсивентрально сжатые, с длинно оттянутой верхушкой, с выпуклой и килеватой узкоэллиптической спинкой, по краю которой имеется широкое окрыление

из разнозубчатых гребенчатых шипов. Брюшной киль ярко выражен, бока низкие, сходящиеся в супрабазальный цикатрикс в виде небольшой ножки. Поверхность складчатая, рассеянно остробугорчатая. УП коротко шиповатая.

Исследованный образец: Prope Ajan, N 218, leg. Tiling (LE).

УП *M. rivularis* сходна с таковой видами ряда *Pterocarpae.*

9. *M. pilosa* (Cham.) DC. (табл. II, *10—13*). Эремы 4—4.5(5) мм дл., зеленовато-коричневые, дорсивентрально сжатые, с коротко вытянутой верхушкой, с килеватой широкоовальной спинкой, с узким окрылением по краю. Брюшной киль ярко выражен, бока низкие, сходящиеся в супрабазальный цикатрикс. Поверхность крупно гребенчато-складчатая, гребни расположены вдоль эрема. УП коротко шиповатая.

Исследованные образцы: США, Аляска, район юго-восточный Фэрбенкс, оз. Саммот, 22 VIII 1989, И. Красноборов, И. Коропачинский (NS); Kamtchatka, хр. Ганальский, 1831 Rieder (LE).

Поверхность эремов *M. pilosa* существенно отличается от поверхности других видов рода крупно складчато-гребенчатым типом. Морфология эремов и их поверхность у образцов с Камчатки (табл. II, *10, 11*) и с Аляски (табл. II, *12, 13*) морфологически сходные. УП перикарпия близка с УП *M. paniculata.*

Mertensia секция *Mertensia*
группа родства *Pterocarpae* M. Pop.

10. *M. kamczatica* (Turcz.) DC. (= ? *M. pubescens* (Roem. et Schult.) DC.) (табл. III, *1—3*). Эремы 3.5—4.5 мм дл., светло-коричневые, дорсивентрально сжатые, с округлой верхушкой, с плоской широкоовальной спинкой, у которой по краю имеется волнистое окрыление до 1 мм шир. Брюшной киль слабо выражен, бока низкие, переходящие в супрабазальный цикатрикс. Поверхность редко складчатая. УП мелко шиповатая, шипики равномерно рассеяны по всей поверхности.

Исследованный образец: Камчатка, окр. Пущинских горячих ключей, р. Кашкат, 16 VI 1936, С. Ю. Липшиц (LE).

11. *M. pterocarpa* (Turcz.) Tatew. et Ohwi (табл. III, *4—7*). Эремы 3.5—4.5 мм дл., светло-коричневые, дорсивентрально сжатые, с округлой верхушкой, с плоской широкоовальной спинкой, у которой по краю имеется волнистое, местами разорванное окрыление до 1 мм шир. Брюшной киль слабо выражен, бока низкие, переходящие в супрабазальный цикатрикс. Поверхность волнистая и бородавчатая; бородавчатые бугорки особенно обильные в средней части спинки и по бокам. УП шиповатая.

Исследованный образец: Сахалинская обл., Курильский р-н, о-в Итуруп, гора Буревестник, 13 VIII 1978, В. Старченко (NSK).

УП видов ряда *Pterocarpae* показывает их несомненную генетическую связь. Форма и расположение мелких шипиков идентичны, но у *M. pterocarpa* на поверхности эрема, особенно по бокам, имеются крупные бородавки, что отличает поверхность эрема *M. pterocarpa* от *M. kamczatica.*

12. *M. drummondii* (Lehm.) G. Don fil. (табл. III, *8, 9*). Эремы 3.5—4 мм дл., зеленовато-коричневые, низкотетраэдрические, с вытянутой верхушкой, килеватой овальной спинкой, у которой по краю имеется узкое окрыление. Брюшной киль выражен на верхушке, по бокам переходящий в супрабазальный цикатрикс. Поверх-

ность извилисто-складчатая. Мелкие складки расположены вдоль эрема. УП шиповатая: между мелкими шипами рассеяны более крупные шипы.

Исследованный образец: USA, Alaska, Meade River, 70 27 N 157 23 W, 2 VIII 1980, David F. Murray, A. W. Johnson (NS).

Вид неясного родства, но УП сходна с УП эремов видов ряда *Pterocarpae.*

Mertensia секция *Mertensia*
группа родства *Tuberculatae* M. Pop.

13. *M. stylosa* (Fisch.) DC. (табл. III, *11—13*). Эремы 2.2—3.0 мм дл., светло-зеленые, тетраэдрические, с тупой верхушкой, с выпуклой килеватой овальной спинкой, без окрыления по краю. Брюшной киль выражен, переходящий в широкую ножку. Поверхность извилисто-складчатая, остробугорчатая, острошиповатая на складках и по краю спинки. УП шиповатая.

Исследованные образцы: Бурятия, Восточный Саян, Аршан, гольцы, 21 VIII 1953, М. Попов (NSK); Читинская обл., Становое нагорье близ с. Чара, г. Зарод, 19 VI 1964, Л. Малышев, Н. Петроченко (NSK); Монголия, горы Восточного Кентея, верховья рек Керулена и Ихе-Сайхем к Босходабану, 20 VII 1928, Иконников-Галицкий (LE).

14. *M. davurica* (Sims) G. Don fil. (табл. III, *14—17*). Эремы 2.2—2.5 мм дл.; морфология эремов, их поверхность и УП сходные с *M. stylosa.*

Исследованные образцы: Тува, Зап. Саян, Куртушибинский хребет, верховья р. Хуб, 27 VII 1980, Д. Шауло (NS); Читинская обл., Нерчинско-Заводской р-н, ст. Калгинская, 3 VII 1902, Г. Стуков (NSK).

M. stylosa и *M. davurica* — два близкородственных вида со сходным типом ареала, но разной экологии (Никифорова, 2006б). Различаются длиной и шириной трубки венчика, а также формой листьев. Форма эремов, их поверхность и УП также указывают на близкое родство видов. У *M. stylosa* на поверхности эремов шипы менее длинные и острые по сравнению с *M. davurica.*

15. *M ochroleuca* Ikon.-Galytz. (табл. III, *18, 19*). Эремы 2.2—3.0 мм дл.; морфология эремов, их поверхность и УП сходные с *M. stylosa.*

Исследованный образец: Монголия, Хангай, горы Субур-Хайрхан, 14 VIII 1924, Н. В. Павлов (LE).

M. ochroleuca отличается от *M. davurica* лишь светло-желтой, а не синей окраской венчика. Поверхность эремов УП идентичны.

Mertensia секция *Mertensia*
группа родства *Paniculatae* M. Pop.

16. *M. paniculata* (Ait.) G. Don fil. (табл. III, *20, 21, 24, 26*). Эремы 4.0—4.5(5) мм дл., светло-зеленые, тетраэдрические, с тупой верхушкой, выпуклой килеватой овальной спинкой, без окрыления по краю. Брюшной киль выражен, переходящий в широкую короткую ножку и цикатрикс. Поверхность извилисто-сглаженно-морщинистая или извилисто-глубоко-морщинистая. УП шиповатая.

Исследованные образцы: США, штат Вашингтон, хр. Каскадный, горы Райниер, долина р. Вайт риве, нац. парк, отд. Санрайз, 14 IX 1979, И. М. Красноборов, И. Байтулин, В. И. Некрасов (NS); Аляска, район Матачуска Суситна, горы Талкитне, 14 VIII 1989, И. Красноборов (NS).

M. paniculata широко распространенный и полиморфный вид. Особенно его полиморфизм проявляется на Аляске. Здесь сформировался сложный агрегат слабо отграниченных рас с совокупностью признаков видов *M. pilosa* и *M. paniculata*. У *M. paniculata* с Аляски (табл. III, *20, 21*) форма эрема и его поверхность сходны с эремами *M. sibirica*. У образца *M. paniculata* из штата Вашингтон (табл. III, *22, 24*) поверхность крупно складчато-бугорчатая, как у *M. pilosa*. УП относится к одному типу.

17. *M. franciscana* Heller (табл. III, *22, 23*). Эремы около 3 мм дл., коричневато-зеленые, тетраэдрические, с тупой верхушкой, выпуклой килеватой узкоовальной спинкой, без окрыления по краю. Брюшной киль острый, переходящий в короткую ножку, на которой располагается цикатрикс. Поверхность извилисто-складчато-бородавчатая, складки глубокие и широкие, расположенные вдоль эрема. УП шиповатая.

Исследованный образец: New Mexica, Catron CO, Mogollon Mountains, along Willow Creek, 10 VII 1968, J. L. Gentrig, E. Jensen (LE).

18. *M. arizonica* Greene (табл. III, *25*). Эремы 3.0—3.5 мм дл., коричневато-зеленые, тетраэдрические, с тупой верхушкой, выпуклой килеватой овальной спинкой, без окрыления по краю. Брюшной киль острый, переходящий в очень короткую ножку, на которой располагается цикатрикс. Поверхность складчато-извилистая, складки располагаются вдоль спинки и по бокам. УП сосочковато-морщинистая. НПС выпуклые, разных размеров, сосочек — в центре, развит слабо.

Исследованный образец: Utah, Sanpete County 25 ml west of Ferrou, 10 VIII 1984, T. Elias, Thorne, R. Benjamin (LE).

Сходная УП выявлена у *Oreocarya multicaulis* (Torr.) Greene (Овчинникова, 2007б).

Mertensia секция *Mertensia*
группа родства *Ciliatae* M. Pop.

19. *M. ciliata* (James) G. Don fil. (табл. IV, *1, 3*). Эремы 2.8—3.5 мм дл., коричневато-зеленые, дорсивентрально сжатые, с тупой верхушкой, слабо выпуклой овальной спинкой, с узким окрылением по краю в форме широкотреугольных зубцов. Брюшной киль нерезко выражен, переходящий в супрабазальный цикатрикс. Поверхность складчато-извилистая, с поперечными и продольными складками. УП мелко шиповатая с рассеянными бородавками на поверхности складок.

Исследованный образец: Colorado, Tourth of July Canyon, near Eldord Boulder, N 35906, 19 VII 1963, G. Niville Jones (LE).

20. *M. fusiformis* Greene (табл. IV, *2, 4*). Эремы 2.6 мм дл., коричневато-зеленые, дорсивентрально сжатые, с тупой верхушкой, слабо выпуклой овальной спинкой, без окрыления по краю. Брюшной киль нерезко выражен, переходящий в супрабазальный цикатрикс. Поверхность мелко складчато-извилистая, с поперечными и продольными складками. УП шиповатая.

Исследованный образец: CO Utah, Three Corners Monument, corne of Utah, N 14233, Wyoming, 8 VII 1983, E. Neese (LE).

Mertensia секция *Mertensia*
группа родства *Lanceolatae* M. Pop.

21. *M. lanceolata* (Pursh) DC. (табл. IV, *5, 7—13*). Эремы 2.2—2.5 мм дл., тетраэдрические, с тупой верхушкой, выпуклой килеватой овальной спинкой, без окрыления по краю. Брюшной киль острый, переходящий в более или менее длинную

плоскую ножку с клювовидным цикатриксом. Поверхность волнистая, морщинисто-бугорчатая. УП шиповатая.

Исследованные образцы: США, Колорадо, Скалистые горы, окр. Коппер Моут, 23 VI 1991, И. М. Красноборов (NS); USA, Colorado Red Hill Pass, 2900 msm South Park, 5 VII 1978, № 151429, Weber et Wingate (NS); Canada district De Wood, Mountain Beugough, 4 VI 1956, B. Bouin, J. M. Perron. — *M. fendleri* A. Gray: New Mexico, 1881, G. K. Vasu (LE).

M. lanceolata — широко распространенный и полиморфный североамериканский вид-агрегат, состоящий из нескольких сильно или слабо отграниченных рас. Изучен из нескольких географических пунктов. Эремы различаются размерами, но УП у всех образцов одновариантна. Поверхность эрема *M. fendleri* A. Gray (табл. IV, *9, 13*) — вида, который считают разновидностью (Williams, 1937) или сводят в синонимы к виду-агрегату, — хорошо отличается наличием крупных бугорков на поверхности эремов. Кроме того, он имеет крупный венчик и более сросшиеся доли чашечки. У образца из Скалистых гор (табл. IV, *8, 12*) поверхность эрема извилисто-складчатая, а из Канады (табл. IV, *5, 10*) — мелко-извилисто-складчатая, из штата Колорадо (South Park, табл. IV, *7, 11*) — бугорчато-складчатая.

22. *M. viridis* A. Nels. (табл. IV, *6, 15*). Эремы около 2.6 мм дл., светло-коричневые, дорсивентрально сжатые, с тупой верхушкой, с плоской овальной спинкой и низкими боками. Брюшной киль выражен, переходящий в супрабазальный цикатрикс. Поверхность извилисто-складчатая, со складками разной длины. УП коротко шиповатая.

Исследованный образец: Utah Murdock Mf., 6 VIII 1983, B. Franklin (LE).

23. *M. backeri* Greene (табл. IV, *14, 16*). Эремы 2.2—2.3 мм дл., светло-коричневые, низко тетраэдрические, с незначительно вытянутой верхушкой, выпуклой эллиптической спинкой и низкими боками. Брюшной киль острый, переходящий в супрабазальный цикатрикс. Поверхность скученно-извилисто-складчатая. УП шиповатая.

Исследованный образец: Utah Unita, mountains Barreiu rock slope, 22 VIII 1935, T. J. Hermann (LE).

Mertensia секция *Mertensia*
группа родства *Alpinae* M. Pop.

24. *M. alpina* (Torr.) G. Don fil. (табл. IV, *17, 18*). Эремы (1.8) 2—2.2 мм дл., дорсивентрально сжатые, с вытянутой верхушкой, слабо выпуклой эллиптической спинкой, без окрыления по краю и низкими боками. Брюшной киль не выражен, переходящий в супрабазальный цикатрикс. Поверхность мелко и редко морщинистая. УП неясно-ячеисто-шиповатая. Перикарпий состоит из клеток разной формы и размеров. АС извилистые, вдавленные, с нечеткими границами. НПС едва выпуклые или плоские.

Исследованный образец: USA, Wyoming, Laramie, Albani Co, 6 VI 1903, H. Simon (NS).

У *M. alpina* сложный тип УП, который отличается от других типов УП. Альпийский вид, родственный *M. brevistyla* S. Wats. и *M. humilis* Rydb., по морфологии цветка (трубка венчика широкая и короткая, столбик спрятан внутри трубки, пыльники без тычиночных нитей) занимает обособленное положение в роде *Mertensia*.

Mertensia секция *Typomertensia* M. Pop.

25. *M. virginica* (L.) G. Don fil. (табл. IV, *19, 20, 22*). Эремы 2.6—2.8 мм дл., тетраэдрические, с тупой верхушкой, выпуклой килеватой овальной спинкой и низкими боками. Брюшной киль выражен, переходит в плоскую ножку с клювовидным цикатриксом. Поверхность извилисто-складчатая, на складках расположены острые шипы. УП шиповатая.

Исследованный образец: North America, Meaduno New baste, V 1878, Delavae (LE).

Данный вид имеет самый крупный венчик, до 2.5 см дл., у которого трубка длинная и узкая с широким отгибом. Это дало основание Попову выделить вид в самостоятельную монотипную секцию *Typomertensia*. Но морфология эремов и их УП показывают на родство с видами типовой секции, особенно с видами ряда *Lanceolatae.*

Mertensia секция *Mertensianthe* (M. Pop.) M. Pop.

26. *M. dschagastanica* Regel (табл. IV, *21, 23*). Эремы около 3 мм в диам., округло-кубарчатые, обратноконусовидные, с высокими боками 1.9—2.2 мм выс., на верхушке с сильно скошенным диском, по краю которого имеется узкое окаймление 0.5 мм шир., из под которого вырастает тонкоперепончатое крыло. Цикатрикс округлый, расположенный базально. Поверхность диска эрема ровная, опушенная длинными мягкими волосками, бока ровные, голые. УП сетчато-ячеисто-шиповатая.

Исследованный образец: Каракуль, ледниковая обл., М. Г. Попов, Закиров (LE).

Как отмечено ранее, морфология эрема *M. dschagastanica* уникальна для рода *Mertensia* и характерна для видов рода *Stephanocacyum*. Особая морфология эремов *M. dschagastanica* обусловливает неопределенное положение вида в системе сем. *Boraginaceae*. Так, Попов вначале выделил его в самостоятельный монотипный род *Mertensianthe* M. Pop. (Попов, Закиров, 1941), затем в секцию *Mertensianthe* рода *Mertensia* (Попов, 1953а).

Наши исследования показывают, что УП перикарпия *M. dschagastanica* подобна УП *Stephanocaryum olgae* (B. Fedtsch) M. Pop., подробно описанной Овчинниковой (2007а).

Обсуждение результатов

По форме эремы рода *Mertensia* разделяются на 3 типа.

I — Mertensia-тип. Характерен для большинства видов рода. Эремы тетраэдрические или дорсивентрально сжатые, с выпуклой килеватой или реже прямой овальной спинкой, со сходящимися на брюшной стороне боками в виде острого или сглаженного брюшного киля, с окрылением или без него по краю спинки, с супрабазальным цикатриксом (место прикрепления эрема к гинобазису). Перикарпий тонкий, хрупкий, кожистый.

II — Stephanocaryum-тип. Эремы обратноконические, с прямой спинкой и высокими боками, по краю спинки с узким чашевидным окрылением. Поверхность окрыления и спинка эрема волосистые. Отмечен только для памиро-алайского вида *M. dschagastanica* Regel (табл. IV, *27*). В целом, характерен для видов тянь-шаньского рода *Stephanocaryum* M. Pop.

III — Macdougalii-тип. Эремы низко обратноконические с прямой или чуть вдавленной спинкой и низкими боками и вздутым широким окрылением по краю спинки. Поверхность слегка морщинистая. Встречается у сонорского вида *M. macdougalii* Heller.

Исследование эремов рода *Mertensia* показало, что в Mertensia-типе они различаются размерами, окраской, формой спинки, высотой боков, наличием или отсутствием окрыления по краю спинки, особенностями прикрепления их к гинобазису, а также типом поверхности эремов. У большинства видов эремы зеленоватые или светло-коричневатые, светло-зеленые встречаются у видов из рядов *Sibiricae* и *Lanceolatae.* Темно-коричневой окраски эремы являются исключением и характерны для видов секции *Steenhammera.* Длина эремов колеблется в пределах от 2 до 5—6 мм. Наиболее крупные эремы имеют *M. asiatica, M. sibirica*, *M. pilosa*, а самые мелкие эремы отмечены у видов *M. alpina*, *M. virginica*, *M. backeri.* У большинства видов окрыление по краю спинки отсутствует, но виды ряда *Pterocarpae* по краю спинки имеют широкое крыло, до 1 мм шир. Зачатки окрыления или едва заметное крыло имеют *M. serrulata* из ряда *Utriculosae, M. ciliata* из ряда *Ciliatae.*

Эремы Mertensia-типа разделяются на 3 подтипа.

1) Эремы тетраэдрические, с высокими боками, постепенно переходящие в широкую ножку (*M. sibirica*, *M. jenisseensis*, у видов ряда *Tuberculatae* и *M. paniculata*).

2) Эремы дорсивентрально сжатые с выраженным килем, переходящим в едва заметную короткую ножку, или цикатрикс (характерен для большинства видов).

3) Эремы низко тетраэдрические, бока резко переходящие плоскую ножку с клювовидным цикатриксом (*M. virginica* и *M. lanceolata).* Морфологически данному подтипу эремов близки эремы видов рода *Anoplocaryum* Ledeb. (Овчинникова, 2007а).

Вслед за Barthlott (1981) и Овчинниковой (2006, 2007а) при характеристике поверхности эремов мы различаем 2 уровня этого признака: поверхность эремов, видимую при небольшом увеличении и ультраскульптуру перикарпия, или первичную структуру.

Изучение эремов видов рода *Mertensia* с помощью СЭМ выявило 3 типа их поверхности.

I — ровная (в роде *Mertensia* виды секции *Steenhammera*).

II — складчатая с вариантами складок: 1) извилисто-складчатая; 2) гребенчато-складчатая; 3) извилисто-морщинистая; 4) редко морщинистая. Поверхность усложняют шипики, бугорки и бородавки разной величины на складках и между ними. Наиболее распространен в роде *Mertensia.*

III — бородавчатая. Наиболее выражена у *M. pterocarpa* (табл. III, *4—6*). У некоторых видов число бородавок на поверхности невелико, например у *M. drummondii*, *M. lanceolata, M. fusiformis.*

Выявлено 4 типа ультраскульптуры перикарпия эремов:

1) ямчатая, неясно ямчатая (виды секции *Steenhammera*); 2) ячеисто-шиповатая и неясно ячеисто-шиповатая (виды ряда *Sibiricae, M. tarbagataica* и *M. alpina)*; 3) шиповатая, короткошиповатая (характерны для большинства видов рода). Кроме того, шиповатая ультраскульптура перикарпия встречается у видов из других родов сем. *Boraginaceae*, например *Botriospermum* Bunge, *Anoplocaryum*, некоторых видов родов *Hackelia* Opiz, *Lepechinella* M. Pop., *Microula* Benth., *Eritrichium* Schrad. (Овчинникова, 2006, 2007а); 4) сосочковато-морщинистая (только у одного американского вида *M. arizonica*).

Таким образом, изучение с помощью СЭМ поверхности эремов и ультраскульптуры перикарпия показало, что данные признаки могут быть использованы для выявления родственных связей в роде *Mertensia*.

Благодарности

Выражаю благодарность сотруднику Института гидродинамики СО РАН Я. Л. Лукьянову за помощь при работе на СЭМ и С. В. Овчинниковой за консультации при подготовке статьи.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00877-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев А. Л. Особенности ультраструктуры поверхности плодов видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 4. С. 80—87.

Буданцев А. Л. Особенности ультраструктуры поверхности плодов некоторых родов трибы *Nepeteae* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 5. С. 100—108.

Никифорова О. Д. Особенности ультраскульптуры поверхности эремов у представителей родов *Myosotis, Trigonotis* и *Trigonocaryum* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2006а. Т. 91. № 9. С. 1389—1393.

Никифорова О. Д. Особенности изменчивости морфологической структуры у близкородственных видов рода *Mertensia* Roth (*Boraginaceae* Juss.) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Матер. Пятой Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 21—23 ноября 2006 г. Барнаул. 2006б. С. 169—172.

Овчинникова С. В. Особенности ультраструктуры поверхности плодов у видов подтрибы *Echinosperminae* (триба *Eritrichieae, Boraginaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 10. С. 1545—1556.

Овчинникова С. В. Ультраскульптура плодов некоторых родов из триб *Eritrichieae* (подтриба *Eritrichinae*) и *Trigonotideae* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2007а. Т. 92. № 2. С. 228—240.

Овчинникова С. В. Структура поверхности плодов некоторых видов семейства *Boraginaceae* (трибы *Eritrichieae Echiochileae, Lithospermeae*) // Бот. журн. 2007б. Т. 92. № 3. С. 365—377.

Попов М. Г., Закиров К. З. Материалы к флоре Зеравшана. Сем. Бурачниковые // Тр. Узб. гос. ун-та. 1941. Нов. сер. № 28. Биология. Вып. 15. 26 с.

Попов М. Г. О системе и филогенетическом развитии рода *Mertensia* Roth (*Boraginaceae*) на основании сравнения американских и азиатских видов // Бот. матер. Т. 15. М.; Л. 1953а. С. 248—266.

Попов М. Г. Род *Mertensia* Roth / Флора СССР. М.; Л., 1953б. Т. 19. С. 238—258.

Старченко В. М. Род *Mertensia* / Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1987. Т. 5. С. 258—261.

Abrams L. Illustrated Flora of the Pacific states. California. 1967. Vol. 3. 866 p.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—355.

Cronqwist A. Genus *Mertensia* Roth // Intermountain flora: vascular plants of the intermountain west. New York, 1984. Vol. 4. P. 212—220.

Stearn W. T. Botanical latin. London, 1983. 566 p.

Williams L. A. A monograph of the genus *Mertensia* in North America // Ann. Missouri Bot. Gard. 1937. Vol. 24. P. 17—159.

SUMMARY

The results of detailed SEM study of erem morphology and surface, and ultrasculpture of the pericarp in 26 species of the genus *Mertensia* Roth are presented for the first time for these taxa. 3 types of the erem surface (smooth, folded, warty) and 4 types of the pericarp ultrasculpture (net-grooved, nipply-wrinkle, net-cavity-prickly and prickly) are distinguished.

УДК 581.8 (582.751.42)

Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 11

© А. А. Светлова

УЛЬТРАСКУЛЬПТУРА СЕМЯН И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ ВИДОВ РАЗНЫХ СЕКЦИЙ РОДА *LINUM* (*LINACEAE*)

A. A. SVETLOVA. ULTRASCULPTURE OF SEEDS AND ANATOMICAL STRUCTURE OF SEED COAT IN SPECIES OF DIFFERENT SECTIONS OF THE GENUS *LINUM* (*LINACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: aas1980@mail.ru

Поступила 31.05.2007

Проведено изучение ультраскульптуры семян и анатомии семенной кожуры видов рода *Linum*, принадлежащих к 5 секциям: *Stellerolinum*, *Linum*, *Heleolinum*, *Linopsis* и *Cathartolinum*. Установлено, что секции различаются по форме и размерам слизесодержащих клеток экзотесты, форме выростов наружной клеточной стенки этих клеток, а также по числу пор в клеточных стенках экзотегмена.

Ключевые слова: *Linum*, *Stellerolinum*, *Heleolinum*, *Linopsis*, *Cathartolinum*, анатомия семенной кожуры, ультраскульптура семян.

Настоящая статья является продолжением серии публикаций (Светлова, 2005а, 2005б, 2006; Светлова, Яковлева, 2006), посвященных изучению ультраскульптуры семян и анатомического строения семенной кожуры представителей рода *Linum* L.

Как показали наши исследования (Светлова, 2007), виды рода *Linum* отличаются небольшим числом макроморфологических признаков, имеющих таксономическое значение: форма, размеры и характер краев чашелистиков, степень выраженности жилок на них (длина и толщина), соотношение длины чашелистиков и коробочек, гомо- или гетеростилия цветков, общая длина лепестков и их ноготков, длина, ширина листьев и характер их верхушки, наличие или отсутствие прилистников в виде железок и степень развитости каудекса. В большинстве случаев этих признаков оказывается недостаточно для признания видовой самостоятельности видов, а также для характеристики внутриродовых подразделений. В связи с этим для изучения систематики рода *Linum* возникает необходимость привлечения дополнительных признаков. Очень часто для исследования таксономически сложных групп используют признаки ультраскульптуры семян и анатомического строения семенной кожуры. Эти признаки у представителей рода *Linum* изучены недостаточно и на небольшом числе видов (Хржановский и др., 1979; Boesewinkel, 1980; Boesewinkel et al., 2000). В предыдущих статьях мы рассмотрели ультраскульптуру семян и строение семенной кожуры у 10 видов из 4 секций (Светлова, 2005а, 2005б, 2006; Светлова, Яковлева, 2006). Целью настоящей работы было изучение ультраскульптуры семян и анатомии семенной кожуры у 5 видов (один из них с 2 подвидами), относящихся к 5 другим секциям рода *Linum*: *Stellerolinum* Juz. ex Probat., *Linum Heleolinum* T. V. Egorova, *Linopsis* (Reichenb.) Engelm. и *Cathartolinum* (Reichenb.) Griseb., 3 из которых (*Stellerolinum*, *Heleolinum* и *Cathartolinum*) являются монотипными.

Материал и методика

Материалом для исследования служили сухие зрелые семена, взятые с гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Перечень образцов, использованных для исследования ультраскульптуры семян и анатомического строения семенной кожуры видов рода *Linum*

Секция *Stellerolinum* Juz. ex Probat.

1. *L. stelleroides* Planch.: «Дальний Восток, Амурская обл., Зейско-Буреинский р-н, окр. с. Васильевки, 26 VII 1910, № 794, М. Короткий; там же, басс. и зап. побережье оз. Ханка, около с. Ново-Николаевска, сухой луг, 21 VIII 1913, № 800, Н. В. Шипчинский; там же, Амурский округ, окр. пос. Радде, 13 VIII 1926, Е. Серпухова; там же, Владивостокский окр., Суйфунский р-н, окр. г. Никольска-Уссурийского, Бородинская сопка, 2 IX 1927, № 1438, В. Траншель».

Секция *Linum*

Подсекция *Nervosa* Svetlova

2а. *L. nervosum* Waldst. et Kit. subsp. *nervosum*: «Таврическая губ., Феодосийский у., Судак, у подножия г. Перим, каменистые места, 17 VI 1914, В. Траншель; Самарская губ., Бузулукский у., Луговая, 12 VII 1914, № 1620, Д. Янишевский; Бугурусланский окр., Пономаревский зерносовхоз, верховье р. Кулы, сев. склон, 31 VII 1929, № 1546, Е. Н. Штукенберг, Е. А. Городкова».

2б. *L. nervosum* subsp. *jailicola* (Juz.) T. V. Egorova: «Кавказ, окр. ст. Новороссийская, хребет Маркотх, у перевала, каменистый склон, 11 VII 1923, № 278, Т. И. Пояркова; Крым, Гос. заповедник, близ казармы Алабач, Бабуган-Яйла, каменистый склон яйлы выше границы леса, 24 VII 1948, № 950, С. В. Юзепчук».

Секция *Heleolinum* T. V. Egorova

3. *L. seljukorum* subsp. *barsegianii* (Gabrielian et Dittr.) T. V. Egorova: «Армянская ССР, Techнский р-н».

Секция *Linopsis* (Reichenb.) Engelm.

4. *L. tenuifolium* L.: «Крым, Евпаторийский р-н, сев. склоны, на конгломератах Балаклавы, 20 VIII 1922, С. Дзевановский; Полтавская губ., г. Константиноград, южный целинный склон против „Полтавского леса”, 8 VI 1925, С. Илличевский».

Секция *Cathartolinum* (Reichenb.) Griseb.

5. *L. catharticum* L.: «Черниговская губ., Суражский у., Кузнецкое озеро, 6 VII 1913, М. Г. Попов; Псковская обл., Куньинский р-н, 30 км на юг от пос. Кунья, дер. Рожново, луг на берегу р. Усвяча бл. ее впадения в оз. Ордосно, 16 VI 1998, Г. Ю. Конечная, А. О. Хааре; там же, Невельский р-н, окр. дер. Осовик, 26 км на ю-в от Пустошки, сухой луг у озера Долысское, 12 VII 2002, П. Г. Ефимов, Г. Ю. Конечная».

Макроморфологию семян исследовали с помощью бинокулярной лупы МБС-2. Размеры определяли у 10—15 семян каждого вида.

Для исследования ультраскульптуры семян и анатомического строения семенной кожуры льнов материал брали с 2—3 экземпляров каждого вида в количестве 8—10 зрелых семян с каждого экземпляра из разных коробочек.

Ультраскульптуру семян изучали при помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) марки JEOL JSM-35C по стандартной методике. Для исследования брали сухие семена.

Исследование анатомии семян для представителей секций *Linum*, *Heleolinum*, *Linopsis* и *Cathartolinum* рода *Linum* проводилось с помощью светового микроскопа марки Carl Zeiss Photomicroscope III и трансмиссионного электронного микроскопа марки Tesla BS-500, а для монотипной секции *Stellerolinum* (*L. stelleroides*) — с помощью только светового микроскопа. Семена фиксировали по общепринятой методике, используемой для изучения растительных объектов с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) (Яковлева, Кравцова, 1999; Яковлева и др., 2002; Светлова, Яковлева, 2006; Светлова, 2007).

Измерения толщины слоев семенной кожуры изученных видов рода *Linum* проводились с помощью специальной компьютерной программы UTHSCSA Image Tool (версия 3). Для каждого варианта исследований проводили по 20—25 измерений.

Результаты и обсуждение

Длина семян изученных видов рода *Linum* варьирует от 1.0 до 5.0 мм, а ширина — от 0.5 до 2.5 мм (см. таблицу). Форма семян обратнояйцевидная или эллипсоидальная, в поперечном сечении эллиптическая. Их окраска преимущественно темно-коричневая.

Как показали наши исследования с помощью СЭМ, ультраскульптура сухих семян у всех изученных видов мелкосетчатая. Антиклинальные стенки (табл. I, *1—4*) клеток экзотесты у некоторых из этих видов (*L. nervosum* subsp. *nervosum* и *L. nervosum* subsp. *jailicola* из секции *Linum* и *L. catharticum* из секции *Cathartolinum*) немного приподняты, вследствие чего их наружные периклинальные стенки вогнутые. У других видов (у *L. tenuifolium* из секции *Linopsis* и *L. stelleroides* из секции *Stellerolinum*) антиклинальные стенки не приподняты, соответственно их наружные периклинальные стенки плоские или выпуклые. Кроме того, у *L. nervosum* subsp. *jailicola* наружные периклинальные стенки клеток экзотесты бугристые (табл. I, *2*), что не обнаружено у типового подвида этого вида *L. nervosum* subsp. *nervosum* (табл. I, *1*).

При фиксации в глутаральдегиде семена немного разбухают и на срезах их слизесодержащие клетки выглядят несколько иначе, чем у сухих семян. Так, например, на поперечных срезах *L. nervosum* subsp. *nervosum* и *L. nervosum* subsp. *jailicola*

Сравнение признаков семян видов рода *Linum* L.

Секция	*Stellerolinum*	*Linum*	
Вид	*L. stelleroides*	*L. nervosum* subsp. *jailicola*	*L. nervosum* subsp. *nervosum*
Длина семян, мм	2.5—3	4.5—5	4.5—5
Ширина семян, мм	1.5—2	2—2.5	2—2.5
Выросты наружной периклинальной клеточной стенки экзотесты	Нет данных	Округлые	Без выростов, реже с округлыми выростами
Толщина наружных клеточных стенок экзотесты, мкм	2.5 ± 0.2	1.5 ± 0.3	1.3 ± 0.3
Высота клеток экзотесты, мкм	42.2 ± 5.4	13.6 ± 1.9	11.6 ± 1.9
Высота клеток экзотегмена, мкм	18.1 ± 2.6	22.4 ± 1.9	16.7 ± 1.7
Общая толщина семенной кожуры, мкм	87.6 ± 1.5	39.3 ± 2.7	36.5 ± 1.9

Продолжение таблицы

Секция	*Heleolinum*	*Linopsis*	*Cathartolinum*
Вид	*L. seljucorum* subsp. *barsegianii*	*L. tenuifolium*	*L. catharticum*
Длина семян, мм	2.5—3	2—3	1—1.5
Ширина семян, мм	1—1.5	1—1.5	0.5
Выросты наружной периклинальной клеточной стенки экзотесты	Фестончатые	Отсутствуют	Отсутствуют
Толщина наружных клеточных стенок экзотесты, мкм	4.7 ± 0.8	2.4 ± 0.5	0.7 ± 0.2
Высота клеток экзотесты, мкм	24 ± 2.5	19.5 ± 2	4.1 ± 0.95; 14.2 ± 2
Высота клеток экзотегмена, мкм	12.6 ± 1.8	17.6 ± 1.6	15.6 ± 2.3
Общая толщина семенной кожуры, мкм	49.2 ± 3.8	46.7 ± 2.7	25.5 ± 1.6

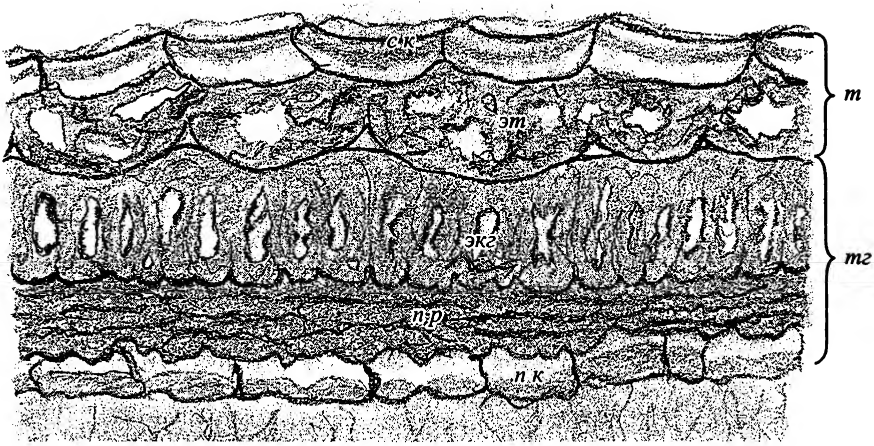


Схема строения семенной кожуры видов рода *Linum* (*L. nervosum*).

п к — слой пигментных клеток, *п р* — слой паренхимных клеток, *с к* — слизесодержащие клетки, *т* — теста, *тг* — тегмен, *экг* — экзотегмен, *эт* — эндотеста.

(табл. II, *2, 3*) антиклинальные стенки не приподняты, а периклинальные — выпуклые или плоские.

На поперечных срезах семенная кожура всех изученных видов имеет сходный план строения (см. рисунок). Она является производным наружного и внутреннего интегументов (Boesewinkel et al., 2000). В ней различаются теста и тегмен. Теста состоит из 2 слоев клеток: экзотесты и эндотесты (Boesewinkel et al., 2000; Светлова, 2005а, 2006; Светлова, Яковлева, 2006). В тегмене выделяются экзотегмен, эндотегмен (слой пигментных клеток) и слой облитерированных паренхимных клеток между ними (Boesewinkel et al., 2000; Светлова, 2005а, 2006; Светлова, Яковлева, 2006).

Как показали полученные данные, на поперечных срезах экзотеста у видов рода *Linum* представлена слизевыми клетками (табл. II, *1—6б*), что было отмечено ранее (Хржановский и др., 1979; Boesewinkel, 1980; Boesewinkel et al., 2000; Светлова, 2005а, 2006; Светлова, Яковлева, 2006). По классификации О. В. Яковлевой (1990б), эти клетки относятся к слизесодержащим, у которых слизь откладывается в периплазматическом пространстве. У исследованных видов слизесодержащие клетки на поперечных срезах имеют прямоугольную или эллиптическую форму и в большей или меньшей степени вытянуты в тангентальном (табл. II, *2—6*), реже в радиальном (табл. II, *1*) направлении. У этих видов слизь, заполняющая клетки экзотесты, безслойная (табл. II, *1—6*), тогда как у ранее изученных видов рода *Linum* (Светлова, 2005а, 2006; Светлова, Яковлева, 2006) при окраске толуидиновым синим в слизи можно различить 2 или 3 слоя. Помимо слизи в клетках экзотесты имеется протопласт, расположенный в базальной части клетки и окруженный дополнительной клеточной оболочкой (табл. II, *6а*, *б*).

Наружная периклинальная клеточная стенка слизесодержащих клеток у разных видов отличается по толщине. У видов монотипных секций *Stellerolinum*, *Heleolinum* и *Cathartolinum* клеточная стенка имеет толщину 2.5, 4.7 и 0.7 мкм соответственно. Для видов секций *Linum* и *Linopsis* эта величина варьирует от 1.3 до 2.4 мкм. Наружные клеточные стенки, имеющие толщину от 0.5—2 мкм, мы называем тонкими, от 2.1—3 мкм — средними, а от 3.1—5 мкм — толстыми. У всех исследованных видов клеточная стенка снаружи покрыта тонкой кутикулой, а изнутри, как правило, более или менее гладкая (табл. III, *1, 4, 5*), реже имеет округлые (табл. III, *2*) или фестончатые (табл. III, *3*) выросты. Как правило, у зрелого семени наружные стенки клеток экзотесты всех изученных видов разрываются. Это происходит еще в коробочках (на растениях), до момента разбрасывания семян. В результате разрыва наружной клеточной стенки экзотесты слизь выходит наружу и покрывает все семя (для иллюстраций нами выбраны только целые клетки экзотесты).

Как было сказано выше, помимо слизи в слизесодержащих клетках экзотесты имеется протопласт. Он представлен тонким пристенным слоем цитоплазмы, вакуолью и окружен дополнительной клеточной оболочкой. Согласно имеющимся в литературе данным, эта дополнительная клеточная оболочка откладывается вокруг протопласта после прекращения им секреции слизи (Яковлева, 1990а). Вакуоли электронно-прозрачные или заполнены электронно-плотным веществом. Протопласт смещен к внутренней периклинальной стенке слизесодержащих клеток и в большей или в меньшей степени вогнут в средней части и расширен в районе антиклинальных клеточных стенок. Протопласт *L. tenuifolium* (табл. I, *5*) имеет неровные очертания на границе со слизью и отделен от нее ровной дополнительной клеточной оболочкой. У *L. nervosum* subsp. *nervosum* и *L. nervosum* subsp. *jailicola* дополнительные клеточные оболочки, окружающие протопласт, образуют выросты, обращенные в сторону слизи (табл. I, *5,6*). Протопласт у видов разных секций занимает в клетке разный объем. В большинстве случаев протопласт очень сильно сминается и бóльшую часть клетки занимает слизь (табл. II, *2, 3, 5*). Но есть и исключения, например у *L. catharticum* из секции *Cathartolinum* (табл. II, *6а, б*) протопласт занимает бóльшую часть слизесодержащей клетки экзотесты. Как правило, на поперечном срезе одного и того же семени *L. catharticum* имеются 2 разновидности слизесодержащих клеток экзотесты. Одни клетки характеризуются большими размерами (14.2 мкм в высоту, см. таблицу), хорошо выраженным протопластом и незначительным количеством слизи (табл. II, *6б*). Другие клетки имеют более мелкие размеры (4.1 мкм в высоту, см. таблицу), сжатый протопласт и достаточно тонкий в сравнении с другими исследованными видами рода слой слизи (табл. II, *6а*). Тем не менее у обеих разновидностей клеток *L. catharticum* протопласт занимает бóльшую часть клетки. Можно предположить, что семена, выбранные для исследования, могли быть недозрелыми (табл. II, *6б*), поэтому и наблюдается такое разнообразие в строении слизесодержащих клеток экзотесты этого вида. Так как количество исследованного материала ограничивается спецификой методики, проверить этот факт на большем количестве семян на данном этапе не представляется возможным, поэтому при описании слизесодержащих клеток экзотесты *L. catharticum* мы и используем термин «разновидность».

Эндотеста образована 1—2 рядами тонкостенных, в некоторых случаях облитерированных клеток, как правило заполненных электронно-плотным веществом. При небольших увеличениях светового микроскопа эндотеста у изученных видов не видна, ее можно обнаружить только с помощью больших увеличений ТЭМ (табл. IV, *2, 3*).

Экзотегмен у большинства изученных видов (табл. II, *1—6*; IV, *1—4*) состоит из 1 ряда крупных клеток с утолщенными, пористыми, лигнифицированными стенками. Однако у *L. catharticum* из монотипной секции *Cathartolinum* (табл. II, *6а, б*) он состоит из 1—2 нечетко выраженных рядов. У изученных видов клетки экзотегмена на поперечном срезе имеют эллиптическую форму, но у одних видов они вытянуты в радиальном, а у других — в тангентальном направлении. Виды разных секций различаются по числу пор в клеточных стенках этих клеток. Некоторые из исследованных видов (например, *L. seljukorum* subsp. *barsegianii* и *L. catharticum*) имеют незначительное количество пор в экзотегмене. Сами утолщенные клеточные стенки экзотегмена изученных видов имеют перекрестно-ламеллярную структуру.

Под экзотегменом у всех изученных видов расположен слой облитерированных паренхимных клеток (табл. II, *2, 5, 6а, 6*; IV, *1, 2*). Последний, внутренний, слой семенной кожуры — пигментный слой (табл. II, *2, 6а, 6*).

Ниже приводятся описания ультраскульптуры семян и анатомического строения семенной кожуры для 5 видов рода *Linum*. Сравнительные данные размеров семян, а также параметров клеток семенной кожуры на анатомическом уровне представлены в таблице.

Секция *Stellerolinum*

Монотипная секция

1. *L. stelleroides*

(табл. II, *1*; см. таблицу)

Семена 2.5—3 мм дл., 1.5—2 мм шир., латерально сжатые, обратнояйцевидные, в поперечном сечении эллиптические, темно-коричневые, блестящие.

Ультраскульптура семени мелкосетчатая. Антиклинальные стенки клеток экзотесты не приподняты, вследствие чего наружные периклинальные стенки плоские. Рубчик имеет эллиптическую форму.

На поперечных срезах слизесодержащие клетки экзотесты составляют больше половины толщины семенной кожуры, имеют неправильную форму, более или менее одинаковые по длине и сильно вытянуты в радиальном направлении; слои в слизи не выявлены (табл. II, *1*). Наружная периклинальная клеточная стенка слизесодержащих клеток экзотесты на поперечных срезах в среднем составляет 2.5 мкм (см. таблицу). Клетки экзотегмена составляют меньше половины толщины семенной кожуры, узкие и достаточно тонкостенные, вытянуты в радиальном направлении, с узкой полостью (табл. II, *1*).

Исследования семенной кожуры *L. stelleroides* проводилось нами только с помощью светового микроскопа.

Секция *Linum*

Ультраскульптура семян и анатомическое строение семенной кожуры были исследованы у 1 из 5 видов этой секции, встречающихся на территории Северной Евразии. Этот вид представлен 2 подвидами и является типовым для подсекции *Nervosa* Svetlova.

Подсекция *Nervosa*

2а. *L. nervosum* subsp. *nervosum*

(табл. I, III, IV, *1*; табл. II, *2*; см. таблицу)

Семена 4.5—5 мм дл., 2—2.5 мм шир., латерально сжатые, эллипсоидальные, в поперечном сечении эллиптические, темно-коричневые, блестящие.

Ультраскульптура семени мелкосетчатая. Антиклинальные стенки клеток экзотесты немного приподняты, наружные периклинальные стенки вогнутые (табл. I, *1*). Рубчик имеет эллиптическую форму.

На поперечных срезах слизесодержащие клетки экзотесты неправильной более или менее прямоугольной формы, разные по длине; слои в слизи не выявлены (табл. II, *2*). Наружная периклинальная клеточная стенка клеток экзотесты на поперечных срезах в среднем составляет 1.3 мкм, снаружи она покрыта тонкой кутикулой, а изнутри более или менее гладкая (табл. III, *1*), очень редко имеет небольшие выросты округлой формы. Дополнительная клеточная оболочка, окружающая протопласт, образует выросты, обращенные в сторону слизи (табл. I, *6*).

Клетки экзотегмена составляют половину толщины семенной кожуры, узкие, вытянутые в радиальном направлении, с узкой полостью. В утолщенной клеточной стенке клеток экзотегмена на срезе имеются многочисленные крупные поры; сами стенки имеют перекрестно-ламеллярную структуру.

2б. *L. nervosum* subsp. *jailicola*

(табл. I, III, IV, *2*; табл. II, *3*; см. таблицу)

Семена 4.5—5 мм дл., 2—2.5 мм шир., латерально сжатые, эллипсоидальные, в поперечном сечении эллиптические, темно-коричневые, блестящие.

Ультраскульптура семени мелкосетчатая, на поверхности имеется много небольших бугорков (табл. I, *2*). Антиклинальные стенки клеток экзотесты немного приподняты, наружные периклинальные стенки вогнутые (табл. I, *2*). Рубчик имеет эллиптическую форму.

На поперечных срезах слизесодержащие клетки экзотесты неправильной прямоугольной формы; слои в слизи не выявлены (табл. II, *3*). Наружная периклинальная клеточная стенка клеток экзотесты на поперечных срезах в среднем составляет 1.5 мкм (см. таблицу), снаружи она покрыта тонкой кутикулой, а изнутри имеет выросты более или менее округлой формы (табл. III, *2*). Дополнительная клеточная оболочка, окружающая протопласт, образует выросты, обращенные в сторону слизи.

Клетки экзотегмена *L. nervosum* subsp. *jailicola* составляют половину толщины семенной кожуры, узкие, вытянутые в радиальном направлении, с узкой полостью. В утолщенной клеточной стенке клеток экзотегмена на срезе имеются многочисленные крупные поры; сами стенки имеют перекрестно-ламеллярную структуру.

Надо отметить, что *L. nervosum* subsp. *jailicola* и *L. nervosum* subsp. *nervosum* по строению семенной кожуры на световом уровне практически не различаются (табл. II, *2*, *3*). Различия заметны только на ультратонких срезах, так, например, *L. nervosum* subsp. *jailicola* отличается от типового подвида наличием округлых выростов наружной клеточной стенки слизесодержащих клеток экзотесты (табл. III, *2*). У *L. nervosum* subsp. *nervosum* наружная клеточная стенка слизесодержащих клеток изнутри более или менее гладкая (табл. III, *1*) или очень редко имеет небольшие округлые выросты внутрь клетки. Кроме того, как было отмечено выше, *L. nervosum* subsp. *jailicola* (табл. I, *2*) имеет бугорчатую поверхность слизесодержащих клеток экзотесты (данные СЭМ), чего не было обнаружено у *L. nervosum* subsp. *nervosum* (табл. I, *1*).

Секция *Heleolinum*

Монотипная секция

3. *L. seljukorum* subsp. *barsegianii*

(табл. II, *4*, IV, *3*; см. таблицу)

Семена 2.5—3 мм дл., 1—1.5 мм шир., латерально сжатые, обратнояйцевидные, в поперечном сечении эллиптические, темно-коричневые, блестящие.

Ультраскульптуру семени выявить не удалось.

На поперечных срезах слизесодержащие клетки экзотесты составляют половину толщины семенной кожуры, имеют прямоугольную форму, более или менее одинаковые по длине, вытянутые в тангентальном направлении (табл. II, *4*). При окраске толуидиновым синим слизь неравномерно окрашивается в розово-сиреневый цвет, слои не выявляются. Наружная периклинальная клеточная стенка клеток экзотесты на поперечных срезах в среднем составляет 4.7 мкм (см. таблицу), снаружи она покрыта тонкой кутикулой, а изнутри имеет плотно расположенные фестончатые выросты, обращенные внутрь клетки (табл. III, *3*).

Клетки экзотегмена составляют четверть толщины семенной кожуры, имеют неправильную прямоугольную, почти ромбовидную форму, толстостенные, вытянутые в тангентальном направлении, с широкой полостью. В утолщенных клеточных стенках экзотегмена на срезе имеется небольшое количество мелких пор; сами стенки имеют перекрестно-ламеллярную структуру.

Наши исследования показали, что *L. seljukorum* subsp. *barsegianii* занимает обособленное положение в роде *Linum* по анатомии семенной кожуры. Этот подвид отличается от большинства исследованных видов рода крупными слизесодержащими клетками экзотесты (см. таблицу) с толстой наружной клеточной стенкой (4.7), а также большим количеством слизи в этих клетках. Таким образом, наши данные по строению семенной кожуры подтверждают правильность выделения *L. seljukorum* в отдельную секцию.

Секция *Linopsis*

Ультраскульптура семян и анатомическое строение семенной кожуры были исследованы у 1 из 4 видов этой секции, встречающихся на территории Северной Евразии.

4. *L. tenuifolium*

(табл. I, *3*, II, *5*, III, IV, *4*; см. таблицу)

Семена 2—3 мм дл., 1—1.5 мм шир., латерально сжатые, обратнояйцевидные, в поперечном сечении эллиптические, темно-коричневые, блестящие.

При малых увеличениях СЭМ (×300) поверхность семени выглядела идеально гладкой. Очертания клеток с поверхности семени этого вида удалось рассмотреть только на больших увеличениях СЭМ (×1000 и больше) (табл. I, *3*). Антиклинальные стенки клеток не приподняты, вследствие чего наружные периклинальные стенки плоские. Рубчик имеет эллиптическую форму.

На поперечных срезах слизесодержащие клетки экзотесты прямоугольной формы, более или менее одинаковые по длине, вытянутые в тангентальном направлении; слои в слизи не выявлены (табл. II, *5*). Наружная периклинальная клеточная стенка клеток экзотесты на поперечных срезах в среднем составляет 2.4 мкм (см. таблицу), снаружи она покрыта тонкой кутикулой, а изнутри более или менее гладкая (табл. III, *4*). Протопласт *L. tenuifolium* имеет неровные очертания на границе со слизью и отделен от нее ровной дополнительной клеточной оболочкой (табл. I, *5*).

Клетки экзотегмена составляют больше половины толщины семенной кожуры, прямоугольные и толстостенные, вытянутые в радиальном направлении, с узкой полостью. В утолщенных клеточных стенках экзотегмена на срезе имеется большое количество пор; сами стенки имеют перекрестно-ламеллярную структуру.

Секция *Cathartolinum*

Монотипная секция

5. *L. catharticum*

(табл. I, *4*, II, *6а, б*, табл. III, *5*; см. таблицу)

Семена 1—1.5 мм дл., 0.5 мм шир., латерально сжатые, обратнояйцевидные, в поперечном сечении эллиптические, темно-коричневые, блестящие.

Ультраскульптура семени мелкосетчатая. Антиклинальные стенки клеток немного приподняты, вследствие чего наружные периклинальные стенки вогнутые (табл. I, *4*). Рубчик имеет округлую форму.

На поперечных срезах слизесодержащие клетки экзотесты неправильной прямоугольной формы, более или менее равные по длине, вытянутые в тангентальном направлении; слоев в слизи не выявлено (табл. II, *6а, б*). Как правило, на поперечном срезе одного и того же семени имеются 2 разновидности слизесодержащих клеток экзотесты. Одни клетки экзотесты характеризуются большими размерами (14.2 мкм в высоту), хорошо выраженным протопластом и незначительным количеством слизи (табл. II, *6б*). Другие клетки имеют более мелкие размеры (4.1 мкм в высоту), сжатый протопласт и достаточно тонкий (в сравнении с другими исследованными видами рода) слой слизи (табл. II, *6а*). Следует отметить, что протопласт занимает бóльшую часть слизесодержащей клетки. Наружная периклинальная клеточная стенка слизесодержащих клеток экзотесты на поперечных срезах в среднем составляет 0.7 мкм (см. таблицу), снаружи она покрыта тонкой кутикулой, а изнутри более или менее гладкая (табл. III, *5*).

Клетки экзотегмена составляют больше половины толщины семенной кожуры, прямоугольной формы, сильно вытянуты в радиальном направлении, иногда расположены в 2 ряда с неравными по толщине стенками (у внутренней периклинальной и антиклинальных стенок утолщение сильнее, чем у наружной периклинальной) и с большой полостью. В утолщенных клеточных стенках экзотегмена на срезе имеется небольшое количество мелких пор; сами стенки имеют перекрестно-ламеллярную структуру.

Заключение

Результаты исследования строения семенной кожуры 5 видов 5 секций *Heleolinum*, *Stellerolinum*, *Linopsis*, *Linum* и *Cathartolinum* рода *Linum* позволили выявить комплекс признаков, на основании которых можно различать эти секции (см. таблицу).

Монотипная секция *Stellerolinum* (*L. stelleroides*) отличается от других исследованных секций сильно вытянутыми в радиальном (а не в тангентальном, как у других) направлении слизесодержащими клетками экзотесты, имеющими среднюю по толщине (2.5 мкм) наружную периклинальную клеточную стенку.

Для секции *Linum* характерны слизесодержащие клетки экзотесты неправильной прямоугольной формы, разные по длине, не сильно вытянутые в тангентальном направлении, с более или менее тонкой (1.3—1.5 мкм) наружной периклинальной клеточной стенкой (см. таблицу), без выростов или с округлыми выростами внутрь клетки. Клетки экзотегмена имеют прямоугольную форму, большое количество пор и вытянуты в радиальном направлении.

L. seljukorum subsp. *barsegianii* из монотипной секции *Heleolinum* на поперечном срезе характеризуется клетками экзотесты, имеющими прямоугольную форму, более или менее одинаковые по длине, вытянутые в тангентальном направлении, с толстой (4.7 мкм) наружной периклинальной клеточной стенкой (см. таблицу), несущей плотно расположенные фестончатые выросты, обращенные внутрь клетки. Клетки экзотегмена имеют почти ромбовидную форму, небольшое число пор и вытянуты в тангентальном направлении. Следует отметить, что такого незначительного механического слоя не обнаружено больше ни у одного из исследованных видов рода *Linum* (см. таблицу).

Секция *Linopsis* (представитель *L. tenuifolium*) на поперечном срезе характеризуется прямоугольными, вытянутыми в тангентальном направлении слизесодержащими клетками экзотесты, имеющими среднюю по толщине (2.4 мкм) наружную периклинальную клеточную стенку (см. таблицу), без выростов. Клетки экзотегмена с большим числом пор и вытянуты в радиальном направлении.

L. catharticum из монотипной секции *Cathartolinum* хорошо отличается от представителей других секций. Этот вид характеризуется самыми мелкими слизесодержащими клетками экзотесты двух разновидностей, с тонкой (0.7 мкм) наружной периклинальной клеточной стенкой (см. таблицу), без выростов внутрь клетки. Клетки экзотегмена прямоугольной формы, сильно вытянутые в радиальном направлении, иногда расположены в 2 ряда с неравными по толщине стенками (у внутренней периклинальной и антиклинальных стенок утолщение сильнее, чем у наружной периклинальной), с небольшим числом пор.

Из анализа данных строения семенной кожуры видно, что таксономическое значение на уровне исследованных секций имеют форма и размеры слизесодержащих клеток экзотесты, форма выростов наружной клеточной стенки этих клеток и число пор в клеточных стенках экзотегмена. Такие же признаки отличия были нами выявлены при исследовании представителей секций *Adenolinum* (Reichenb.) Juz., *Syllinum* Griseb., *Dasylinum* (Planch.) Juz. и *Tubilinum* Svetlova (Светлова, Яковлева, 2006; Светлова, 2007).

Отдельно следует остановиться на вопросе о функциях слизи в клетках семенной кожуры видов рода *Linum*. Ряд авторов считает, что слизь в клетках экзотесты, которая покрывает зрелые семена, служит приспособлением для закрепления семян на субстрате (Grubert, 1974; Егорова, 1981; Boesewinkel et al., 2000). Кроме того, семена, покрытые слизью, могут прикрепляться к шерсти животных и таким образом разноситься на большие расстояния (Егорова, 1981).

S. Murbek (1919) изучил строение семенной кожуры 906 таксонов двудольных (из них 14 видов из рода *Linum*) из Северо-Западной Африки и Скандинавского п-ова на предмет наличия слизесодержащих клеток. Он выяснил, что треть всех изученных таксонов из Северо-Западной Африки имеет слизесодержащие клетки в семенной кожуре, а большая часть видов из Скандинавии — не имеет. Он обнаружил также, что слизь присутствует в семенах и плодах тех видов, которые растут в пустынных районах Северо-Западной Африки или очень засушливых районах Скандинавского п-ова, а у растений из лесной зоны или полей Скандинавского п-ова слизь не образуется. На этом основании он приходит к выводу, что наличие слизи помогает растениям пережить неблагоприятный засушливый период. Водозапасающая функция слизи отмечена и для эпидермальных клеток листьев покрытосеменных растений (Яковлева, 1990б). Это согласуется и с нашими данными. Например, *L. seljukorum* subsp. *barsegianii*, растущий в Армении на засоленных болотах, имеет большее количество слизи в слизесодержащих клетках экзотесты, чем многие другие исследованные виды рода *Linum*; самое незначительное количество слизи обнаружено нами у нашего северного вида *L. catharticum*, растущего на лугах, лесных полянах и опушках, в зарослях кустарников, иногда у дорог. Заметим, что Murbek (1919) не обнаружил слизи у *L. catharticum*. Однако наши исследования показали, что слизь у этого вида имеется, но в очень небольших количествах. Таким образом, у всех исследованных видов рода *Linum* слизь в клетках экзотесты семенной кожуры обнаружена, но в разных количествах.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю Т. В. Егоровой, а также О. В. Яковлевой за большую помощь при проведении исследования, консультации и критический просмотр рукописи при подготовке ее к печати, а также Л. А. Карцевой за помощь в работе со сканирующим электронным микроскопом.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-01091).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Егорова Т. В. Сем. Льновые (*Linaceae*) / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Жизнь растений. М., 1981. Т. 5 (2). С. 270—274.

Светлова А. А. Систематика видов секции *Adenolinum* рода *Linum* (*Linaceae*) флоры Восточной Европы // Бот. журн. 2005а. Т. 90. № 7. С. 1076—1087.

Светлова А. А. Таксономический обзор видов секции *Adenolinum* (Reichenb.) Juz. рода *Linum* L. (*Linaceae*) флоры Северной Евразии // Новости систематики высших растений. СПб., 2005б. Т. 37. С. 112—133.

Светлова А. А. Новая секция рода *Linum* (*Linaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 2. С. 306—311.

Светлова А. А. Род *Linum* L. (*Linaceae* DC. ex Perleb) во флоре Северной Евразии: систематика, география, эволюция: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2007. 26 с.

Светлова А. А., Яковлева О. В. Сравнительная анатомия семенной кожуры видов некоторых секций рода *Linum* (*Linaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 12. С. 1868—1875.

Хржановский В. Г., Пономаренко С. Ф., Догузашвили В. А. К вопросу о происхождении и эволюции рода *Linum* L. сем. *Linaceae* // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1979. № 5. С. 696—713.

Яковлева О. В. Формирование слизевых клеток эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. 1990а. Т. 75. № 10. С. 1400—1408.

Яковлева О. В. Ультраскульптура слизесодержащих клеток эпидермы листа двудольных растений: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990б. 128 с.

Яковлева О. В., Кравцова Т. И. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 33—41.

Яковлева О. В., Коробков А. А., Бойко Э. В. Строение слизесодержащих клеток в перикарпии семянок некоторых видов *Artemisia* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 1—9.

Boesewinkel F. D. Development of ovule and testa of *Linum usitatissimum* L. // Acta Bot. Neerl. 1980. Vol. 29. N 1. P. 17—32.

Boesewinkel F. D., Bouman F., Немирович-Данченко Е. Н. Семейство *Linaceae* // Сравнительная анатомия семян (*Brunelliaceae—Tremandraceae*) / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. СПб., 2000. Т. 6. С. 10—13.

Grubert M. Studies on the distribution of myxospermy among seeds and fruits of Angiospermae and its ecological importance // Acta Biol. Venez. 1974. Vol. 8. N 3—4. P. 315—551.

Murbek S. Beiträge zur Biologie der Wüstenpflanzen // Acta Univ. Lund. N. F. Avd. 2. 1919. Bd 15. N 10. S. 1—36.

SUMMARY

A study of the seed ultrasculpture and the seed coat anatomy has been carried out for species of the genus *Linum* from the sections *Stellerolinum*, *Linum*, *Heleolinum*, *Linopsis* and *Cathartolinum*. It has been shown that the sections are distinguished by enations shape and size of mucilage cells of exotesta, shape of its external cellular wall, and also number of pores in cellular walls of exotegmen.

УДК 581.8 : 582.572.2 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 11

© Н. В. Ходорова, Е. А. Мирославов

ПОСТМЕЙОТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ПЫЛЬНИКА *CORYDALIS BRACTEATA* (*FUMARIACEAE*) В ОТКРЫТОМ И ЗАКРЫТОМ ГРУНТЕ

N. V. KHODOROVA, E. A. MIROSLAVOV. POST-MEIOTIC ANTHER DEVELOPMENT OF *CORYDALIS BRACTEATA* (*FUMARIACEAE*) GROWING OUTDOORS AND INDOORS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: nadia.khodorova@gmail.com
Поступила 06.12.2007

Проведено сравнительное изучение постмейотического развития пыльника *Corydalis bracteata*, зимующего в открытом и закрытом грунте. Основное внимание уделено строению клеток тапетума и формирующихся микроспор. У растений из открытого грунта формирование пыльцевого зерна происходит в течение всего осенне-зимнего периода. У растений, зимующих в закрытом грунте, уже в начале ноября наблюдаются отклонения в развитии тапетума: в его клетках практически не выявляется эндоплазматический ретикулум и липидные капли, характерные для растений из открытого грунта, а затем клетки тапетума быстро дегенерируют. Параллельно с этим происходит разрушение протопласта микроспор. К декабрю пыльники растений из закрытого грунта полностью разрушаются. Полученные данные обсуждаются в связи с нарушением развития пыльников у растений, не подвергшихся влиянию низких зимних температур.

Ключевые слова: *Corydalis bracteata*, эфемероиды, пыльник, тапетум, микроспоры, ультраструктура.

Ранневесенние геофиты — группа растений со своеобразной ритмикой развития. После весенней вегетации они теряют надземные органы и входят в состояние покоя. Выделяются 3 этапа развития весенне-цветущих эфемероидов в естественных условиях (Скрипчинский, Скрипчинский, 1961; Скрипчинский и др., 1968): 1) летне-осенний период (июль—октябрь) — первоначальный морфогенез, в ходе которого идет образование зачатков вегетативных и генеративных органов цветка; 2) осенне-зимний (ноябрь—февраль) — сформировавшиеся зачатки увеличиваются в размерах; 3) весенне-летний (март—июнь) — окончательное формирование побегов и цветков. Экспериментально показано, что все эти этапы температурно-зависимы (Горышина, 1968; Скрипчинский и др., 1968; Печеницын, 1990). На первых фазах покоя для нормального прохождения органогенеза необходимо тепло (оптимальная температура +15—18 °C), его отсутствие приводит к резкой задержке развития. Окончательное формирование генеративных органов протекает в осенне-зимние месяцы и идет нормально только при пониженных температурах. При устранении их воздействия цветки и вегетативные органы формируются крайне замедленными темпами или абортируются (Печеницын, 1990; Le Nard, Cohat, 1968; Lambrechts et al., 1994; Rebers et al., 1995; Van der Toorn et al., 2000), при этом наиболее температурно-чувствительной частью бутона является андроцей (Скрипчинский и др., 1968; Печеницын, 1990). У древесных растений слишком мягкая зима тоже вызывает некроз флоральных почек (Marquat et al., 1999; Bonhomme et al., 2005). Высказано предположение, что при повышенной температуре поток физиологически активных веществ из подземного органа (или стебля) в почку блокирован, а все внутренние резервы почки израсходованы, что приводит к отмиранию (Gorin, Heidema, 1985; Lambrechts et al., 1994), или же при повышенной температуре нарушается работа ферментов метаболизма углеводов в почке и их использование невозможно (Marquat et al., 1999; Bonhomme et al., 2005). Однако исчерпывающего объяснения данного явления пока не существует.

При проведении подобных исследований проводилось только морфологическое описание бутонов, а изменения в их анатомическом и ультраструктурном строении оставались неизученными. К настоящему моменту нет данных, показывающих, на каком этапе морфогенеза генеративной почки отсутствие низких температур оказывает повреждающее действие.

Целью данной работы является сравнительное изучение постмейотического развития клеток тапетума и микроспор в пыльнике у *Corydalis bracteata*, зимующего в открытом грунте и перенесенного на холодное время года в оранжерею.

Материал и методика

Материалом для проведения данного исследования послужили растения хохлатки прицветниковой *Corydalis bracteata* (Steph.) Pers., произрастающие на территории парка Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург). Фиксации проводили в течение 2005—2007 гг. (12/X, 1/XI, 23/XI, 15/XII, 17/I, 17/II). В январе—марте почва промерзала, поэтому перед фиксацией ком земли с клубнями оттаивал в течение 24 ч при температуре +2—5 °C. Для сравнительного изучения развития пыльника в различных температурных условиях часть растений в начале сентября была перенесена в оранжерею, где растения находились при температуре +18 ± 2 °C. Фиксации материала из оранжереи проводились в те же сроки, что и из открытого грунта.

Кусочки ткани фиксировали в смеси 2.5%-го параформальдегида (Serva, Германия) и 2%-го глутаральдегида (Serva, Германия) на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.4). Затем промывали в этом же буфере в течение 1 ч и повторно фиксировали в 2%-м OsO_4 на том же буфере в течение 12 ч при температуре +4 °C. После осмиевой фиксации образцы обезвоживали в серии спиртов, затем в абсолютном ацетоне и заливали в смесь эпоксидных смол аралдит М—эпон (Fluka, Швейцария). Срезы изготавливали на ультратоме Ultracut E (Reichert). Полутонкие срезы окрашивали в растворе 0.1%-го толуидинового синего, просматривали на микроскопе Photomicroscope III (Carl Zeiss), фотографировали с помощью цифровой камеры QV-2300UX (Casio). Ультратонкие срезы окрашивали 3.5%-м уранилацетатом на ацетатном буфере и цитратом свинца, просматривали и фотографировали на электронных микроскопах Tesla BS600 и Hitachi-H600.

Результаты исследований

У *C. bracteata* закладка флоральных примордиев в почке происходит во второй половине июля. К октябрю полностью сформирована стенка пыльника, завершился микроспорогенез и происходит распад тетрад до свободных микроспор.

В середине октября клетки тапетума вакуолизируются, их клеточные стенки разрушаются, что позволяет протопластам клеток внедряться в полость пыльника, окружая микроспоры. Митохондрии округлой формы, с хорошо развитой системой крист, лейкопласты продолговатой формы (табл. I, *1*). Гранулярный эндоплазматический ретикулум (ГЭР) высоко развит, нередко формирует концентрические образования, которые обычно располагаются около лейкопластов (табл. I, *2*). Диктиосомы многочисленны (табл. I, *1*).

Микроспоры находятся на стадии вакуолизации: их основной объем занимает центральная вакуоль (табл. I, *3*). Ядро и лейкопласты продолговатой формы (табл. I, *4, 5*). Диктиосомы секретируют пузырьки, которые затем выявляются в периплазматическом пространстве и встраиваются в оболочку (табл. I, *5*).

У растений из открытого и закрытого грунта в этот период не наблюдается различий в строении как клеток тапетума, так и микроспор. В клетках тапетума присутствуют митохондрии округлой формы, с хорошо развитыми кристами (табл. I, *6*). Лейкопласты округлой и продолговатой формы, в них выявляются довольно крупные пластоглобулы (табл. I, *6*). Высоко развит ГЭР, формирующий концентрические образования (табл. II, *1*).

Микроспоры, как и у растений из открытого грунта, находятся на стадии вакуолизации (табл. II, *2*). Ядро продолговатой формы. Лейкопласты округлые. Диктиосомы секретируют пузырьки, которые выявляются в периплазматическом пространстве (табл. II, *3*).

К началу ноября у растений из открытого грунта в клетках тапетума практически не наблюдается изменений по сравнению с предыдущим сроком: лейкопласты округлой и продолговатой формы (табл. II, *4*), хорошо развит ГЭР, выявляющийся около лейкопластов (табл. II, *5*). Также появляются липидные капли, не наблюдаемые ранее (табл. II, *4*).

В микроспорах плазмалемма не прилегает плотно к оболочке микроспоры. Ядро крупное, по сравнению с предыдущим сроком принимает более вытянутую форму, увеличивается размер ядрышка. Диктиосомы секретируют многочисленные пузырьки, которые транспортируются в пространство между плазмалеммой и оболочкой микроспоры (табл. II, *6*).

У растений из оранжереи в этот период в клетках тапетума наблюдаются некоторые отличия по сравнению с растениями из открытого грунта: ГЭР не формирует концентрических образований, а представлен только отдельными цистернами (табл. II, *7*), отсутствуют липидные капли.

Строение микроспор не отличается от такового у растений из открытого грунта: продолжается стадия вакуолизации, плазмалемма не прилегает к оболочке, в периплазматическом пространстве наблюдаются пузырьки (табл. II, *8*).

К середине ноября у растений из открытого грунта строение тапетума и микроспор практически не изменяется по сравнению с предыдущим сроком. У растений из оранжереи, напротив, тапетум претерпел значительные изменения: его клетки дегенерируют и в них присутствуют только лейкопласты (табл. III, *1, 3*). Митохондрии, ГЭР и диктиосомы не выявляются.

Микроспоры имеют строение, сходное с таковым у растений из открытого грунта, однако секреции пузырьков в периплазматическое пространство не наблюдается (табл. III, *2*).

В декабре у растений из парка строение тапетума и микроспор практически не изменяется по сравнению с предыдущим периодом. У растений из закрытого грунта к этому времени клетки тапетума деградировали, встречаются только остатки его цитоплазмы с лейкопластами (табл. III, *4*).

В микроспорах разрушается цитоплазма, сохраняется только оболочка (табл. III, *5*). При этом микроспоры теряют тургор, округлую форму и сжимаются. Пыльники этих растений оказываются полностью разрушенными.

У растений, зимующих в открытом грунте, в дальнейшем продолжается нормальное развитие пыльника. В марте в клетках тапетума становятся выраженными признаки дегенерации: органеллы практически не выявляются, а уже в начале апреля фрагменты цитоплазмы клеток тапетума полностью отсутствуют в полости пыльника. Микроспоры к этому времени претерпевают митотическое деление, формируются пыльцевые зерна, состоящие из вегетативной и генеративной клеток. Генеративная клетка очень маленькая, основной объем в ней занимает ядро с крупным ядрышком, на срезах пыльцевых зерен она обнаруживается с трудом. В вегетативной клетке плазмалемма плотно прилегает к оболочке, вакуоли отсутствуют (табл. III, *6*). Выявляются многочисленные амилопласты, основной объем которых занимают сложные крахмальные зерна. Также в цитоплазме вегетативной клетки встречаются белковые включения (табл. III, *6*).

Обсуждение

После прохождения мейоза в пыльнике начинается постепенная дезинтеграция клеток, характерная при организации клеточного тапетума в амебоидный (Камелина, 1981): его клетки теряют правильную форму, внедряются в полость пыльника и окружают микроспоры. В клетках тапетума цитоплазма богата рибосомами, встречаются митохондрии и лейкопласты с пластоглобулами, высоко развит ГЭР, формирующий концентрические образования (нередко цистерны ГЭР окружают пластиды), активны диктиосомы. К моменту формирования пыльцевого зерна остатки клеток тапетума полностью дегенерируют.

Формирование пыльцевого зерна протекает в течение всего осенне-зимнего периода. Постмейотические микроспоры долго находятся на стадии вакуолизации (октябрь—март), и их митотическое деление происходит только в конце марта. После образования мужского гаметофита в вегетативной клетке пыльцевого зерна присутствуют многочисленные амилопласты и белковые включения.

Растения, лишенные воздействия низких зимних температур, не проходят полного развития микроспор, и уже в конце ноября пыльники этих растений абортируются.

Наши результаты свидетельствуют о том, что различия в строении пыльника у растений из открытого и закрытого грунта отмечаются в начале ноября. Первые отклонения в развитии наблюдаются в строении клеток тапетума. Так, по сравнению с растениями из естественных условий в тапетуме растений из оранжереи практически не развивается ЭР, не выявляются липидные капли. В дальнейшем различия проявляются и в строении микроспор: в конце ноября в них не наблюдается секреции пузырьков в периплазматическое пространство. Постепенно эти различия становятся более выраженными: к концу ноября тапетум у растений из оранжереи практически дегенерирует, а затем разрушается цитоплазма всех клеточных слоев стенки пыльника. Параллельно с этим претерпевают коллапс микроспоры. К декабрю пыльники растений из закрытого грунта оказываются полностью разрушенными.

Следует отметить, что первые отклонения от нормального развития в пыльниках растений из оранжереи наблюдаются в строении клеток тапетума. Время высвобождения питательных веществ из тапетума строго синхронизировано с развитием микроспор, и нарушение этих процессов может вызывать мужскую цитоплазматическую стерильность (Izhar, Frankel, 1971; Overman, Warmke, 1972; Horner, Rogers, 1974; Lee et al., 1979; Young et al., 1979; Bino, 1985a, b; Grant et al., 1986; Liu et al., 1987; Sawhney, Bhadula, 1988). Цитологическое изучение развития пыльников у мужских стерильных мутантов показало, что все они характеризовались нарушениями в строении тапетума по сравнению с нормальными растениями. Для разных видов растений отмечались следующие явления: увеличение размеров клеток тапетума и их вакуолизация, вследствие чего недостаточно места для развития микроспор; слишком мелкие клетки тапетума, не способные осуществлять транспорт и секрецию питательных веществ в полость пыльника; преждевременная дегенерация клеток тапетума или же, напротив, ее полное отсутствие. При этом во всех случаях наблюдалось нарушение синтеза и проведения питательных веществ и ферментов в полость пыльника, вследствие чего микроспоры претерпевали коллапс.

Нами показано, что в тапетуме растений, лишенных воздействия низкими температурами, нарушается секреция питательных веществ, необходимых для развития микроспор, которые в этот период находятся на стадии поздней вакуолизации. Во время вакуолизации идет реорганизация всего метаболизма пыльника и изменяется его физиология, что является поворотным моментом в развитии мужского гаметофита (Резникова, 1984; Clément et al., 1994; Clément, Audran, 1995; Clément et al., 1998; Pacini et al., 2006). У пшеницы на стадии вакуолизированной микроспоры идет переключение гаметофитной программы развития на спорофитную (Batygina, Vasilyeva, 2003). Вероятно, стадия вакуолизации является также и наиболее уязвимой (критической) в развитии пыльцы, и неправильная работа клеток тапетума в это время может привести к разрушению микроспор. С другой стороны, отклонения в строении тапетума могут быть только косвенной причиной нарушения микроспорогенеза. Не исключено, что остановка развития самих микроспор, в свою очередь, может влиять на ткани пыльника, в том числе и на клетки тапетума, а после разрушения микроспор и другие структуры, обеспечивающие их поддержание, перестают функционировать (Grant et al., 1986).

Весенние эфемероиды бóльшую часть года представлены только подземным органом, а развитие почки обеспечивается за счет питательных веществ, поступающих из него. Таким образом, нарушения в развитии пыльника у растений из оранжереи могут быть следствием изменения функционирования клубня. Данные сравнительного изучения динамики ультраструктуры клеток флоэмной паренхимы клубня у растений хохлатки, зимующих при разных температурных условиях, свидетельствуют о том, что у растений из оранжереи были отклонении в ее развитии (Ходорова и др., 2007). Эти изменения касались, в частности, строения лейкопластов и динамики накопления крахмала, а также развития ЭР. Перечисленные признаки могут быть связаны не только с изменением холодоустойчивости клубня, но и с перестройкой обмена веществ растения, в результате чего, вероятно, нарушается и снабжение почки запасными питательными веществами, что приводит к ее некрозу (Gorin, Heidema, 1985; Lambrechts et al., 1994). Не исключено, что тапетум и микроспоры, являющиеся наиболее чувствительными структурами развивающегося пыльника, первыми реагируют на изменение условий.

Таким образом, отсутствие холода в осенне-зимнее время вызывает нарушения в развитии пыльников хохлатки и приводит к абортации бутонов, что исключает последующее цветение растений. Первые признаки отклонения от нормального развития в пыльниках растений, зимующих в оранжерее, на ультраструктурном уровне проявляются в строении клеток тапетума.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-49028).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горышина Т. К. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1968. 39 с.

Камелина О. П. Пыльник / Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1981. Т. 1. С. 18—21.

Печеницын В. П. Влияние температуры на морфогенез среднеазиатских тюльпанов. 1990. Ташкент, 1990. 81 с.

Резникова С. А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М., 1984. 272 с.

Скрипчинский В. В., Скрипчинский Вл. В. Влияние пониженной температуры на рост и развитие весенне-цветущих растений Северного Кавказа и вопрос об их происхождении // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 7. С. 949—958.

Скрипчинский В. В., Скрипчинский Вл. В., Шевченко Г. Г. Роль температуры в годичном цикле развития весенних геофитов Северного Кавказа // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 9. С. 1233—1245.

Ходорова Н. В., Котеева Н. К., Мирославов Е. А. Изменения ультраструктуры клеток флоэмной паренхимы клубня *Corydalis bracteata* (*Fumariaceae*) в открытом и закрытом грунте // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 7. С. 1011—1023.

Batygina T. B., Vasilyeva V. E. Periodization of development of reproductive structures. Critical periods // Acta biol. cracov. Ser. bot. 2003. Vol. 45. N 1. P. 27—36.

Bino R. J. Histological aspects of microsporogenesis in fertile, cytoplasmic male-sterile and restored fertile *Petunia hybrida* // Theor. Appl. Gen. 1985a. Vol. 69. N 4. P. 423—428.

Bino R. J. Ultrastructural aspects of cytoplasmic male sterility in *Petunia hybrida* // Protoplasma. 1985b. Vol. 127. N 3. P. 230—240.

Bonhomme M., Rageau R., Lacointe A., Gendraud M. Influences of cold deprivation during dormancy on carbohydrate contents on vegetative and floral primordia and nearby structures of peach buds (*Prunus persica* (L.) Batsch) // Sci. Hort. 2005. Vol. 105. P. 223—240.

Chen S.-H., Chung N.-J., Wang Y.-N. et al. Study of male sterility in *Taiwania cryptomerioides* Hayata (*Taxodiaceae*) // Protoplasma. 2006. Vol. 228. N 1—3. P. 137—144.

Clément C., Audran J. C. Anther wall layers control pollen sugar nutrition in *Lilium* // Protoplasma. 1995. Vol. 187. N 1—4. P. 172—181.

Clément C., Chavant L., Burrus M. et al. Anther starch variations in *Lilium* during pollen development // Sex. Plant Reprod. 1994. Vol. 7. N 6. P. 347—356.

Clément C., Laporte P., Audran J. C. The loculus content and tapetum during pollen development in *Lilium* // Sex. Plant Reprod. 1998. Vol. 11. N 2. P. 94—106.

Gorin N., Heidema F. T. Starch contents of freeze-dried anthers and α-amylase activity of their extracts as criteria that dry-stored bulbs (*Tulipa gesneriana* L.) cultivar «*apelddorn*» have been exposed to 5 °C // Sci. Hort. 1985. Vol. 26. N 2. P. 183—189.

Grant I., Beversdorf W. D. A comparative light and electron microscopic study of microspore and tapetal development in male fertile and cytoplasmic male sterile oilseed rape (*Brassica napus* L.) // Can. J. Bot. 1986. Vol. 64. N 5. P. 1055—1068.

Horner H. T., Rogers M. A. A comparative light and electron microscopic study of microsporogenesis in male-fertile and cytoplasmic male-sterile pepper // Can. J. Bot. 1974. Vol. 52. N 3. P. 435— 441.

Izhar S., Frankel R. Mechanism of male sterility in *Petunia*: the relationship between pH, callase activity in the anthers, and the breakdown of the microsporogenesis // Theor. Appl. Gen. 1971. Vol 41. N 3. P. 104—108.

Lambrechts H., Rook F., Kollöfel C. Carbohydrate status of tulip bulbs during cold-induced flower stalk elongation and flowering // Plant Physiol. 1994. Vol. 104. N 2. P. 515—520.

Le Nard M., Cohat J. Influence des températures de conservation des bulbes sur l'élongation, la floraison et la bulbification de la tulipe (*Tulipa gesneriana* L.) // Ann. L'amélior. Plantes. 1968. Vol. 18. N 2. P. 181--215.

Lee S.-L. J., Gracen V. E., Earle E. D. The cytology of pollen abortion in C-cytoplasmic male-sterile corn anthers // Am. J. Bot. 1979. Vol. 66. N 6. P. 656—667.

Liu X. C., Jones K., Dickinson H. G. DNA synthesis and cytoplasmic differentiation in tapetal cells of normal and cytoplasmically male sterile lines of *Petunia hybrida* // Theor. Appl. Gen. 1987. Vol. 74. N 6. P. 846—851.

Marquat C., Vandamme M., Gendraud M. et al. Dormancy in vegetative buds of peach. Relation between carbohydrate absorption potentials and carbohydrate specific content in the bud during dormancy and its release // Sci. Hort. 1999. Vol. 79. P. 151—162.

Overman M. A., Warmke H. E. Cytoplasmic male sterility in sorghum // J. Hered. 1972. Vol. 63. N 5. P. 227—234.

Pacini E., Guarnieri M., Nepi M. Pollen carbohydrates and water content during development, presentation, and dispersal: a short review // Protoplasma. 2006. Vol. 228. N 1—3. P. 73—77.

Rebers M., Vermeer E., Knegt E. et al. Gibberellin levels and cold-induced floral stalk elongation in tulip // Physiol. Plant. 1995. Vol. 94. N 4. P. 687—691.

Sawhney V. K., Bhadula S. K. Microsporogenesis in the normal and male-sterile stamenless-2 mutant of tomato (*Lycopersicon esculentum*) // Can. J. Bot. 1988. Vol. 66. N 10. P. 2013—2021.

Van der Toorn A., Zemah H., van As H. et al. Developmental changes and water status in tulip bulbs during storage: visualization by NMR imaging // J. Exp. Bot. 2000. Vol. 51. N 348. P. 1277—1287.

Young B. A., Schulz-Schaffer J., Carrol T. W. Anther and pollen development in male-sterile intermediate wheatgrass plants derived from wheat × wheatgrass hybrids // Can. J. Bot. 1979. Vol. 57. P. 602—618.

SUMMARY

We have done a comparative study of post-meiotic anther development focusing on tapetum cells and developing microspores structure in early spring plant *Corydalis bracteata* wintering out- and indoors. We have shown that in plants growing outdoors, pollen grains formation provided by tapetum secretion lasts during all fall-winter period. In contrast with that, in plants growing indoors, divergences in tapetum development are observed as early as in the beginning of November: endoplasmic reticulum and lipids are almost absent as compared with control plants. Later on, the differences become more distinct and the tapetum cells degenerate quickly. In parallel to that, microspores' protoplasts are disrupted. As a result, the anthers of plants growing indoors are collapsed by December. The obtained data are discussed with a regard to deviation in anther development of early spring plants prevented from low winter temperatures.

УДК 581.822; 581.84

Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 11

© А. Н. Иванова, Л. Е. Муравник

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСНОВЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ МЕХАНОРЕЦЕПТОРОВ *DIONAEA MUSCIPULA* (*DROSERACEAE*)

A. N. IVANOVA, L. E. MURAVNIK. THE ULTRASTRUCTURAL BASIS OF FUNCTIONING OF *DIONAEA MUSCIPULA* (*DROSERACEAE*) MECHANORECEPTORS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: alyx@bk.ru
Поступила 19.10.2007

Дана ультраструктурная характеристика всех типов клеток механорецепторного (триггерного) волоска ловушки у плотоядного растения венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*) до и после механической стимуляции. Триггерный волосок состоит из четырех отделов, расположенных один над другим: основания, слоя чувствительных клеток, утолщения, образованного 3 ярусами так называемых «антиклинальных» клеток, и верхушки. Стимуляция не оказывает заметного влияния на строение клеток основания, за исключением снижения в них электронной плотности цитозоля; не подвергаются изменениям клетки верхушки. В антиклинальных клетках 1—2 яруса, ближайших к чувствительным, отмечается фрагментация вакуолей, просветление матрикса митохондрий и стромы пластид, разбухание крист и тилакоидов, появление ломасом. Наиболее выражены изменения ультраструктуры в чувствительных клетках, что выражается в появлении многочисленных ломасом, увеличении числа мелких вакуолей с гранулярно-хлопьевидным содержимым, сглаживании лопастной формы ядра, реорганизации эндоплазматического ретикулума, просветлении митохондрий и лейкопластов. Предполагается, что необходимым условием чувствительности триггерных волосков является высокий осмотический потенциал цитоплазмы поверхностных клеток основания и чувствительного слоя. Наличие лопастей и глубоких инвагинаций в ядрах клеток триггерного волоска может быть маркером высокого осмотического потенциала цитоплазмы. Сгибание триггерного волоска сопровождается перераспределением водных растворов между чувствительными и выше- и нижележащими клетками. Транспорт воды из чувствительных клеток к верхушке волоска регулируется антиклинальными клетками 3-го яруса.

Ключевые слова: *Dionaea muscipula*, плотоядные растения, движение листьев, механорецепция, триггерные волоски, ультраструктура.

Подвижность растений с давних времен привлекала к себе внимание исследователей. Одна из первых известных работ посвящена *Dionaea muscipula*, на примере которой было описано явление плотоядности в растительном мире (Ellis, 1773, цит. по: Lloyd, 1942). J. Ellis, составивший подробное описание венериной мухоловки, сравнил ее с крысиным капканом и машиной для поимки пищи. Ловушка *D. muscipula* представляет собой листовую пластинку, состоящую из двух полукруглых долей, соединенных центральной жилкой. На адаксиальной поверхности каждой доли находятся по 3 чувствительных, или триггерных, волоска. Насекомое, попадая на лист, задевает один или несколько волосков, края долей листа стремительно сближаются, и ловушка захлопывается.

По мнению многих исследователей (см. ссылки: Lloyd, 1942), строение триггерных волосков *Dionaea* наилучшим образом приспособлено для взаимодействия с мелкими членистоногими. Волосок состоит из цилиндрического основания, длинной конической верхней части и подвижной зоны между ними. Когда животное прикасается к верхней части волоска, тот, как в суставе, сгибается в подвижной зоне. Строение триггерных волосков подробно изучено на уровне световой микроскопии (Goebel, 1891; Haberlandt, 1906). Это довольно крупные многоклеточные структуры с шириной у основания 0.2 мм и длиной 2.5 мм (Benolken, Jacobson, 1970; Buchen et al., 1983). Основание триггерного волоска включает 4—5 ярусов изодиаметрических клеток, на нем находится 1 ярус сильно вытянутых вдоль оси волоска чувствительных клеток, выше располагаются 3—4 яруса плоских, так называемых «антиклинальных» клеток (Williams, Mozingo, 1971). Далее следует верхушка, состоящая из множества длинных клеток. В поперечном сечении основание, ярусы чувствительных и антиклинальных клеток состоят из 3—4 концентрических слоев клеток; в верхушке клетки расположены беспорядочно, их количество постепенно уменьшается по мере приближения к вершине волоска.

Расположение чувствительных клеток в подвижной части волоска определяет механизм их функционирования: при сгибании волоска они деформируются, вследствие чего на их мембранах развивается электрический сигнал, который передается к клеткам листовой пластинки и запускает быстрое встречное движение долей ловушки (Stuhlman, Darden, 1950; Sibaoka, 1980). Таким образом, именно чувствительные клетки играют главную роль в восприятии механического раздражения в триггерном волоске.

Ультраструктура чувствительных клеток была изучена несколькими исследователями (Williams, Mozingo, 1971; Buchen et al., 1983; Buchen, Schröder, 1986, и др.).

Особое внимание авторов привлекли специфические комплексы, которые состоят из крупных вакуолей с электронно-плотным содержимым и цистерн эндоплазматического ретикулума, окружающих вакуоли концентрическими слоями (Williams, Mozingo, 1971; Buchen et al., 1983). До сих пор оставалось неясным, какие изменения претерпевают эти структуры после механического раздражения. Подобные комплексы были найдены в статоцитах корней некоторых растений (Juniper, French, 1972; Juniper et al., 1977) и клетках шейки щупальца росянки (Williams, 1976), т.е. в механорецепторных клетках.

Электронно-плотные включения в вакуолях чувствительных клеток содержат вещества как белковой, так и фенольной природы (Volkmann, Sievers, 1979). Известно, что фенольные соединения удерживают Ca^{2+} в вакуолях растительных клеток (Запрометов, 1992). Этот факт чрезвычайно важен, поскольку именно с изменением концентрации Ca^{2+} в цитоплазме связаны электрические явления при функционировании триггерного волоска венериной мухоловки. Авторы, изучавшие ультраструктуру триггерного волоска, сходятся во мнении, что вакуоль-ретикулярные комплексы участвуют в регуляции концентрации Ca^{2+} в цитоплазме чувствительных клеток (Williams, Mozingo, 1971; Buchen et al., 1983; Juniper et al., 1989).

Несмотря на то что к настоящему времени данные об ультраструктуре чувствительных клеток и электрофизиологических аспектах механорецепции имеются в литературе, остается неизвестным, какие именно структурные изменения происходят в этих и других клетках триггерного волоска в процессе его функционирования. В связи с этим целью данной работы является выявление роли отдельных типов клеток и их компонентов в функционировании триггерного волоска на основании динамики их ультраструктуры до и после стимуляции.

Материал и методика

Растения *Dionaea muscipula* Ellis (*Droseraceae*) культивировали в помещении при температуре 22 ± 2 °С, сочетая естественное и искусственное освещение. Длина светового дня в течение всего года составляла 12 ч. Были использованы зрелые, ни разу не захлопнувшиеся ловушки. Ловушки фиксировали летом (май, август) и зимой (декабрь, январь). Летом были взяты стимулированные и нестимулированные (контроль) триггерные волоски. Триггерные волоски стимулировали, прикасаясь к их верхушкам стеклянным капилляром. Участки листовой пластинки с волосками вырезали и фиксировали сразу после захлопывания ловушки. Поскольку летом ловушка венериной мухоловки очень чувствительна и захлопывается при поранении, для получения нестимулированных волосков ловушки анестезировали, выдерживая их в парах этилового эфира в течение 40 мин. Зимой ловушки не захлопывались даже при длительной стимуляции триггерных волосков; однако для фиксации волоски не стимулировали.

Для электронной микроскопии материал был зафиксирован смесью растворов 2.5%-го глутарового альдегида и 2%-го параформальдегида на 0.1 М фосфатном буфере pH 7.2 при комнатной температуре или при 4 °С, затем дофиксирован 2%-м раствором четырехокиси осмия, обезвожен в серии спиртов и в ацетоне и залит в смесь эпоксидных смол из аралдита и эпона.

Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме Ultracut (Reihert, Австрия), контрастировали уранилацетатом 5—10 мин и цитратом свинца 3—5 мин, просматривали и фотографировали в трансмиссионном электронном микроскопе Hitachi-600 (Hitachi, Япония).

Результаты

Клетки основания триггерного волоска различаются по форме и строению (табл. I, *А, Б*). Клетки поверхностного слоя имеют почти изодиаметрическую форму. Их наружная стенка толстая, частично кутинизирована, покрыта однородной первичной кутикулой. Клеточные оболочки образуют протуберанцы (табл. I, *В*). Контур плазмалеммы волнистый, периплазматическое пространство неравномерной ширины. В поверхностных клетках имеются вакуоли двух типов: 1) содержащие электронно-плотные включения неопределенной формы и хлопьевидные и 2) равномерно заполненные мелкозернистым содержимым средней электронной плотности (табл. I, *Б*). Ядро слаболопастное (табл. I, *Б*). Гиалоплазма плотная. Эндоплазматический ретикулум гранулярный, цистерноидный. В цитоплазме содержатся одиночные липидные капли. Строма пластид гранулярная, средней плотности, тилакоиды одиночные или собраны в граны по 2—3. В строме содержатся крупные крахмальные зерна и единичные пластоглобулы (табл. I, *В*). Митохондрии удлиненные, с узкими кристами умеренной длины.

Осевые клетки основания большей частью вытянуты продольно (табл. I, *Б*). Вакуоли в них прозрачные, цитоплазма светлая, ядро округлое. Органеллы осевых и поверхностных клеток сходны, однако пластиды в осевых клетках мельче. В цитоплазме имеются крупные липидные капли.

Клетки основания, как и все другие клетки триггерного волоска, соединены плазмодесмами друг с другом, а также с клетками листовой пластинки.

После стимуляции не обнаружено значительных изменений в ультраструктуре клеток основания. В поверхностных клетках лопастная форма ядра становится менее выраженной. Размеры крахмальных зерен в пластидах незначительно уменьшаются. Гиалоплазма выглядит более светлой, чем в клетках нестимулированного волоска.

Зимой в поверхностных клетках основания имеется единственная вакуоль, равномерно заполненная хлопьевидным содержимым средней электронной плотности. Гиалоплазма гранулярная. Пластиды (табл. I, *Г*) содержат более светлые и крупные пластоглобулы, чем летом, полости тилакоидов часто расширены, одиночные тилакоиды и цистерны периферического пластидного ретикулума имеют четковидные расширения. Ультраструктура осевых клеткок основания волоска зимой и летом не различается.

Клетки чувствительного слоя сильно вытянуты вдоль оси триггерного волоска (табл. I, *А*). Наружная стенка поверхностных клеток в верхней и нижней части образует массивные выросты. Она покрыта толстой кутикулой, пронизанной дендритами. На верхнем и нижнем полюсе чувствительных клеток в стенке имеются шарообразные отложения кутина. В базальной и апикальной частях поверхностных клеток встречаются единичные небольшие протуберанцы оболочки. Тангентальные стенки клеток чувствительного слоя толстые, кутинизированные. Плазмалемма имеет волнистый контур.

Ультраструктура поверхностных и осевых клеток чувствительного слоя сходна.

Вакуоли расположены полярно: небольшие (без видимого содержимого) находятся в центральной части клетки (табл. II, *А*), а крупные (с аморфными электронно-плотными включениями (табл. II, *В, Г*)) приурочены к полюсам клеток.

Ядро занимает центральное положение. В поверхностных клетках оно имеет сложную лопастную форму (табл. II, *А*), в осевых клетках форма ядра более правильная (крупные лопасти и инвагинации не обнаруживаются). Цитоплазма с органеллами располагается большей частью по полюсам клеток и вокруг ядра.

Эндоплазматический ретикулум представлен преимущественно трубочками и цистернами, несущими небольшое количество рибосом. Цистерны лежат параллельно друг другу, огибают крупные вакуоли на полюсах клеток либо вытянуты вдоль плазмалеммы (табл. II, *Б*). Форма ретикулума лучше сохраняется в материале, зафиксированном при 4 °С. Под действием химической фиксации при комнатной температуре компоненты эндоплазматического ретикулума, по-видимому, частично разрушаются, превращаясь в «кольчужный» (по терминологии Н. Габараевой, 1986) ретикулум (табл. II, *В*).

Пластиды представлены лейкопластами округлой или удлиненной формы. Иногда встречаются лейкопласты гантелевидной формы (табл. II, *Г*), у которых две части пластиды различаются. В одной тилакоиды расположены беспорядочно, имеются 1—3 цистерны периферического ретикулума, в строме присутствуют пластоглобулы; эта часть имеет протяженные контакты оболочки с элементами эндоплазматического ретикулума в цитоплазме (табл. II, *Г, стрелки*). В другой части находится только 1 цистерна периферического пластидного ретикулума, пластоглобулы отсутствуют, контакты с цитоплазматическим ретикулумом короткие, единичные. Вокруг некоторых лейкопластов обнаруживаются цистерны эндоплазматического ретикулума, повторяющие наружный контур пластиды, но не контактирующие с ней.

Митохондрии могут быть как сильно вытянутые, так и чашевидной формы, содержат интрамитохондриальные гранулы; кристы умеренной длины (табл. II, *Г*).

Цитозоль плотный, в нем присутствуют липидные капли (табл. II, *Г*), белковые кристаллы. Клетки чувствительного слоя соединены между собой полями из 2—5 плазмодесм, с клетками пьедестала и антиклинальными клетками первого слоя — одиночными плазмодесмами и полями из 2—3 плазмодесм.

После стимуляции в поверхностных и осевых клетках происходят одинаковые изменения ультраструктуры, однако в поверхностных они более выражены. Контур плазмалеммы становится более извилистым, образуются ломасомы различной формы (табл. II, *Д*). В центральной части клеток появляется множество мелких вакуолей с гранулярно-хлопьевидным содержимым. Аморфные включения в крупных вакуолях, расположенных на полюсах, распадаются на хлопья и мелкие глобулы. Ядро остается лопастным, однако его контур несколько сглаживается. Элементы гранулярного эндоплазматического ретикулума располагаются беспорядочно, он представлен преимущественно пузырьками или короткими цистернами; их просвет на 10—12 % шире, чем в чувствительных клетках нестимулированного волоска. Разрушение эндоплазматического ретикулума вследствие химической фиксации и переход в «кольчужную» форму выражены в большей степени, чем у нестимулированного варианта: специфические трубки и пузырьки образуются в значительно большем количестве и занимают больший объем. Лейкопласты имеют просветленную строму, их тилакоиды расширены, цистерны периферического ретикулума часто образуют четкообразные полости (табл. II, *Д*). Матрикс митохондрий также становится более светлым, кристы разбухают. Цитозоль стимулированных клеток светлее, чем у нестимулированных.

Зимой в вакуолях обнаруживается значительно меньше электронно-плотных включений. Ядро не имеет выраженных лопастей и инвагинаций (табл. II, *Е*). Эндоплазматический ретикулум лучше сохраняется при фиксации, почти не нарушаются параллельные ряды цистерн вокруг вакуолей. Лейкопласты имеют неправильную форму (табл. II, *Ж*). Их строма гранулярная, пластоглобулы крупные, средней электронной плотности, система внутренних мембран образована скоплением изогнутых трубок в центральной части и цистерной периферического ретикулума. Некоторые пластиды имеют протяженные контакты с эндоплазматическим ретикулумом (табл. II, *Ж, стрелка*). Кристы в митохондриях распределены менее плотно. В цитоплазме существенно больше липидных капель, чем летом.

Антиклинальные клетки первого и второго ярусов в основном сходны по ультраструктуре. Поверхностные клетки имеют уплощенную форму (табл. III, *А*), осевые — почти изодиаметрические. Поверхностные клетки менее вакуолизированы, их цитоплазма больше насыщена органеллами. Клетки соединены полями из 4—6 плазмодесм.

Снаружи клеточная стенка покрыта толстой кутикулой с дендритами. Как поверхностные, так и осевые клетки имеют небольшие единичные протуберанцы оболочки; они более выражены в первом ярусе. Контур плазмалеммы волнистый. Ядро относительно крупное, с ровными очертаниями. В клетках одновременно находятся прозрачные вакуоли с различными включениями (табл. III, *А*): электронно-плотными специфического гранулярно-ретикулярного вида (табл. III, *Б*), хлопьевидными или мелкогранулярными средней плотности. В вакуолях осевых клеток включений значительно меньше. Эндоплазматический ретикулум преимущественно в виде цистерн.

Пластиды неправильной формы (табл. III, *Б*), содержат многочисленные темные пластоглобулы и единичные крахмальные зерна; тилакоиды одиночные, в антиклинальных клетках первого яруса они иногда собраны в граны попарно, в клетках второго яруса встречаются граны из 2—3 тилакоидов; видны 2—3 параллельные цистерны периферического пластидного ретикулума. Контакты пластид с эндоплазматическим ретикулумом не обнаружены. В осевых клетках форма пластид более регулярная, тилакоиды преимущественно одиночные, расположены беспорядочно, часто расширены. Митохондрии удлиненные или округлые, с несколько расширенными кристами, плотным матриксом, иногда с просветлениями, могут содержать интрамитохондриальные гранулы. В цитоплазме присутствуют единичные липидные капли. Цитозоль плотный.

После стимуляции вакуоли, содержащие включения, фрагментируются, а их содержимое уплотняется (табл. III, *В*). Срезы митохондрий и пластид (табл. III, *Г*) выглядят преимущественно округлыми, кристы и тилакоиды разбухают, строма пластид становится более светлой, чем у нестимулированного варианта. У периклинальных стенок встречается множество крупных ломасом. Цитозоль просветляется. В клетках обоих ярусов изменения имеют одинаковую тенденцию, но во втором ярусе они менее выражены (табл. III, *Г*).

Зимой количество содержимого в вакуолях меньше, пластиды мельче, но пластоглобулы значительно крупнее и светлее, чем летом (табл. III, *Д*); крахмальные зерна светлые, тилакоиды несколько расширены, дезорганизованы. Количество и размер липидных капель в цитоплазме больше, чем летом.

Антиклинальные клетки третьего яруса существенно отличаются от нижележащих клеток. Наружная клеточная стенка покрыта тонкой первичной кутикулой и кутинизирована на всю толщину; радиальные и тангентальные стенки также кутинизированы, они более толстые, чем в других слоях антиклинальных клеток. Верхние (табл. IV, *А*) и нижние (табл. IV, *Б*) периклинальные стенки кутинизированы до срединной пластинки. Плазмалемма плотно прилегает к клеточной оболочке. Ядро правильной эллипсоидной формы, занимает центральное положение. Вакуоли двух типов: мелкие электронно-прозрачные и крупные, заполненные электронно-плотным содержимым. Цитоплазма содержит большое число свободных рибосом. Эндоплазматический ретикулум представлен агранулярными пузырьками и цистернами, гранулярные цистерны, расположенные на периферии клетки, несут редкие рибосомы.

Основной объем клетки заполнен липидными каплями (табл. III, *А*). В поверхностных клетках они занимают меньшую долю цитоплазмы, чем в осевых. Липидные капли уложены в клетке плотно, разделены узкими тяжами цитоплазмы, в которых встречаются цистерны гладкого эндоплазматического ретикулума. Митохондрии округлые или удлиненные, кристы короткие, матрикс светлый. Пластиды мелкие, тилакоиды не организованы в регулярные структуры, имеются одиночные цистерны периферического ретикулума; в плотной строме содержатся пластоглобулы различного размера и электронной плотности (табл. IV, *А*).

После стимуляции триггерного волоска существенных изменений в цитоплазме клеток не обнаружено. В узком периплазматическом пространстве на нижней стороне клеток выявляется электронно-плотное вещество (табл. IV, *Б, стрелка*).

Зимой пластиды имеют более рыхлую строму, меньше тилакоидов, а периферический ретикулум образован короткими цистернами, митохондрии неправильной формы со светлым матриксом и узкими длинными кристами (табл. IV, *В*), гиалоплазма светлая, зернистая.

Клетки верхушки сильно вытянуты в продольном направлении. Наружная стенка толстая, слоистая, покрыта кутикулой с дендритами. Клеточная оболочка инкрустирована электронно-плотным веществом. Плазмалемма плотно прилегает к клеточной оболочке, ломасомы не обнаруживаются.

Ядро имеет ровный контур, оно вытянуто вдоль длинной оси клетки.

Нижние клетки верхушки похожи на антиклинальные клетки третьего яруса: цитоплазма заполнена липидными каплями, вакуоли содержат электронно-плотные включения. Расположенные выше клетки сильно вакуолизированы, тонопласт иногда прилегает к плазмалемме. Вакуоли двух типов: с электронно-плотными включениями или с мелкозернистым или фибриллярным содержимым средней электронной плотности.

Пластиды — хлоропласты с развитыми гранами (табл. IV, *Г*) — содержат электронно-плотные пластоглобулы и мелкие крахмальные зерна. Значительный объем цитоплазмы занимают митохондрии с удлиненными или несколько расширенными кристами и просветленным матриксом.

После стимуляции заметных изменений в клетках верхушки не обнаружено.

Зимой вакуоли содержат меньше электронно-плотных включений.

Обсуждение

Анатомия триггерных волосков венериной мухоловки была описана еще в XIX в. (Goebel, 1891). С тех пор изучение чувствительности листьев было направлено преимущественно на физиологические аспекты механорецепции (Balotin, Dipalma, 1962; Dipalma et al., 1961; Dipalma et al., 1966; Jaffe, 1973; Krol et al., 2006). Принцип работы триггерного волоска в общих чертах известен. Насекомое, попадая на лист *D. muscipula,* задевает верхушки одного или нескольких триггерных волосков, отчего волоски сгибаются. Изгиб приходится на слой чувствительных клеток. В момент деформации в чувствительных клетках развивается рецепторный потенциал, который вызывает потенциал действия (Benolken, Jakobson, 1970). Он через клетки основания волоска распространяется по клеткам верхней эпидермы к моторным клеткам листа, которые стремительно теряют тургор, и ловушка захлопывается. Электрофизиологические характеристики и структура плазмалеммы чувствительных клеток триггерного волоска и клеток мезофилла различаются незначительно (Hodick, Sievers, 1988). По мнению авторов, высокая механочувствительность триггерных волосков и чувствительных клеток, в частности, является следствием их строения, а неспециализированного рецепторного механизма. В связи с этим для понимания функционирования триггерных волосков была поставлена задача подробного анализа их строения. Согласно полученным результатам, наиболее выражены изменения ультраструктуры в чувствительных и лежащих непосредственно над ними антиклинальных клетках первого и второго ярусов, а в клетках основания, через которые проходит потенциал действия, изменения незначительны; клетки верхушки при функционировании волоска не изменяются вовсе.

Периферические и осевые клетки волоска в основании и зоне чувствительных клеток различаются по строению. Только периферические клетки чувствительного слоя создают электрическую активность в этой зоне (Benolken, Jacobson, 1970), поэтому именно они считаются истинно механорецепторными (Williams, Mozingo, 1971). По аналогии с чувствительными клетками лишь периферические клетки основания волоска обеспечивают распространение потенциала действия от чувствительных клеток к листовой пластинке (Williams, Mozingo, 1971). Разница между периферическими и осевыми клетками хорошо выявляется на ультраструктурном уровне, что показано как в настоящей, так и других работах (Williams, Mozingo, 1971). Ранее сообщалось, что поверхностные клетки чувствительного слоя и основания соединены значительно бо́льшим количеством плазмодесм, чем осевые (Buchen et al., 1983; Williams, Mozingo, 1971), однако по нашим данным, разница в количестве плазмодесм между поверхностными и осевыми клетками триггерного волоска невелика. Это заставляет предполагать, что помимо непрерывности мембран клеток и меньшего сопротивления, которое обеспечивают плазмодесмы, существуют другие предпосылки для быстрого проведения электрического сигнала от чувствительных клеток к листу.

В чувствительных клетках *Dionaea* одновременно присутствуют два вида вакуолей: мелкие прозрачные, локализованные преимущественно в центральной части клеток, и крупные с аморфными или хлопьевидными электронно-плотными включениями, расположенные по полюсам клетки. В состав включений входят полифенолы (танины) и белки (Buchen et al., 1983). Одновременное присутствие танинсодержащих и электронно-прозрачных вакуолей является особенной чертой, свойственной клеткам, функционально связанным с быстрым движением, в частности моторным клеткам листовых подушечек *Mimosa pudica* (Weintraub, 1952; Toriyama, Satô, 1971; Fleurat-Lessard et al., 1988), *Albizzia julibrissin* (Hollins, Jaffe, 1997), *Robinia* (Moysset, Simón, 1991). У видов, имеющих меньшую скорость движения, например *Cassia fasciculata*, танины в вакуолях отсутствуют (Hollins, Jaffe, 1997). Распределение ролей в клетке между вакуолями с различным содержимым до конца не изучено. Показано, что таниновые вакуоли служат резервуарами Ca^{2+} как в моторных клетках листовых подушечек (Campbell, Garber, 1980, Fleurat-Lessard et al., 1988), так и в чувствительных клетках *Dionaea* (Buchen, Schröder, 1985). В то же время тонопласт электронно-прозрачной вакуоли моторных клеток *M. pudica* насыщен аквапоринами (Fleurat-Lessard et al., 1997), т.е. именно эта вакуоль обеспечивает изменение объема и ответственна за тургорные реакции клетки.

После стимуляции триггерного волоска таниновые и электронно-прозрачные вакуоли чувствительных клеток венериной мухоловки распадаются на более мелкие. Фрагментация или деформация вакуолей происходит в моторных клетках листовых подушечек после складывания листьев у *Albizzia* (Campbell, Garber, 1980), *M. pudica* (Fleurat-Lessard et al., 1997), *Robinia* (Moysset, Simón, 1991), *Samanea saman* (Morse, Satter, 1979). Известно, что движение листьев этих растений обеспечивается изменением тургора моторных клеток листовых подушечек. При фрагментации уменьшается общий объем вакуолей и увеличивается суммарная площадь тонопласта, одновременно с этим уменьшается плотность цитозоля (Moysset, Simón, 1991), что, очевидно, свидетельствует об уменьшении его осмотического потенциала. Другие процессы, ведущие к увеличению обводненности цитоплазмы, тоже сопровождаются фрагментацией вакуолей. Это, например, первые этапы акклиматизации к холоду (Wisniewski, Ashworth, 1986), солевой стресс (Kurkova et al., 2002), гипоосмотической шок (Maeda, Thompson, 1986). Напротив, при холодовом стрессе, когда вязкость цитоплазмы увеличивается, гиалоплазма становится значительно плотнее, чем в нормальных условиях (Ristic, Ashworth, 1994, Wu et al., 1997). Вероятно, уменьшение объема чувствительных клеток *Dionaea*, происходящее вследствие их деформации, обеспечивается уменьшением объема вакуолей, с одной стороны, и коррелирует с обводнением цитоплазмы — с другой. Действительно, чувствительные клетки нестимулированного триггерного волоска *Dionaea* имеют плотный цитозоль, после стимуляции он просветляется. Состав цитозоля, очевидно, является существенной характеристикой механорецепторных клеток.

Другие изменения ультраструктуры чувствительных клеток *D. muscipula* при стимуляции триггерного волоска, а именно расширение цистерн эндоплазматического ретикулума, появление инвагинаций плазмалеммы и ломасом также сходны с изменениями ультраструктуры клеток под действием стресса, связанного с уменьшением осмотического потенциала цитоплазмы. Аналогичные картины были обнаружены в клетках листа *Seidlitzia rosmarinus* на второй стадии водного стресса, когда содержание воды становится максимальным (Kurkova et al., 2002), в клетках стебля *Prunus persica* и *Morus bombyciz* при акклиматизации к холоду (Wisniewski, Ashworth, 1986). Мембраны некоторых ломасом накапливают аквапорины; возможно, ломасомы участвуют в транспорте воды между вакуолями и апопластом (Robinson et al., 1996). Плазмалемма имеет ровный контур в середине зимы, когда вязкость цитозоля максимальна (Niki, Sakai, 1981). Транспорт мембран, видимый как образование ломасом, считается способом обновления их липидного состава (Niki, Sakai, 1981; Wisniewski, Ashworth, 1986). Возможно, плазмалемма и внутриклеточные мембраны чувствительных клеток имеют особенный состав липидов, что и обеспечивает их электрическую активность и выражается в их подвижности после стимуляции триггерного волоска.

Важным компонентом, связанным с активностью чувствительных клеток венериной мухоловки, считается комплекс из таниновых вакуолей и концентрических слоев эндоплазматического ретикулума. Следует отметить, что в клетках корневого чехлика цистерны эндоплазматического ретикулума располагаются вокруг вакуолей в то время, когда крахмальные зерна в амилопластах разрушаются (Juniper, French, 1972), т. е. при повышении осмотического потенциала цитоплазмы. Такая же укладка цистерн наблюдается у *Seidlitzia rosmarinus* на первой стадии солевого стресса при максимальном осмотическом потенциале цитоплазмы (Kurkova et al., 2002). Возможно, в чувствительных клетках триггерного волоска венериной мухоловки основная функция концентрических цистерн эндоплазматического ретикулума состоит в перераспределении воды после стимуляции и в создании и/или поддержании высокого осмотического потенциала цитоплазмы.

В нашем исследовании *Dionaea* после стимуляции цистерны ретикулума расширяются, кроме того, цистернальная форма плохо сохраняется при химической фиксации, и часть ретикулярных элементов трансформируется в кольчужный ретикулум. Разрушение эндоплазматического ретикулума в чувствительных клетках при химической фиксации обсуждалось ранее (Buchen et al., 1983). Можно предположить, что оно является следствием снижения устойчивости мембран, которое, в свою очередь, определяется изменением их состава после стимуляции.

В связи с присутствием полифенолов в вакуолях представляются важными особенности строения лейкопластов чувствительных клеток. Были обнаружены протяженные контакты оболочек лейкопластов с цистернами эндоплазматического ретикулума, развитая система внутренних мембран, пластоглобулы различного размера и электронной плотности. Такие признаки свойственны пластидам клеток, в которых синтезируются вторичные метаболиты терпеноидной или фенольной природы (Муравник, Иванова, 2004). В пластидах триггерных волосков, взятых летом, пластоглобулы более крупные и светлые. Летом нижняя часть триггерных волосков, включая чувствительную зону и антиклинальные клетки, окрашена в красный цвет: по-видимому, за счет накапливающихся помимо танинов в вакуолях в это время красных пигментов (антоцианов и нафтохинонов), к синтезу которых также причастны пластиды (Муравник, Иванова, 2003). Различие морфологии пластоглобул в лейкопластах летом и зимой может объясняться сезонной динамикой количества и/или состава пигментов. Пластиды в клетках триггерных волосков растений, взятых зимой, отличаются от летнего нестимулированного варианта не только более крупными и светлыми пластоглобулами, но и расширенными тилакоидами, более светлой стромой и округлой формой. Эти различия наиболее значительны в антиклинальных клетках первого яруса. Такие же изменения ультраструктуры пластид были отмечены в мезофилле листьев *Salix* sp. (Vapaavuori, Nurmi, 1982; Vapaavuori et al., 1984) в условиях длительного осмотического стресса.

После стимуляции триггерного волоска пластиды становятся более округлыми, тилакоиды в них расширяются, строма просветляется; размер и электронная плотность пластоглобул заметно не изменяется. Подобные признаки были отмечены в пластидах *Seidlitzia rosmarinus* на второй стадии солевого стресса, когда обводненность цитоплазмы была максимальной (Kurkova et. al., 2002). Просветление стромы пластид и матрикса митохондрий свидетельствует об изменении осмотического потенциала цитоплазмы (Гамалей, Пахомова, 2000).

Сложная форма ядра с лопастями и глубокими инвагинациями отличает чувствительные клетки и поверхностные клетки основания от вышележащих клеток триггерного волоска. Ядра моторных клеток мимозы также имеют лопастную форму (Fleurat-Lessard, 1990). Ядерные инвагинации в клетках растений появляются в процессе онтогенеза или под воздействием факторов внешней среды, которые связаны с повышением осмотического потенциала цитоплазмы (O'Neill, 1983; Yelenosky, Guy, 1989). Так, в клетках чехлика корня кукурузы ядро становится лопастным, когда начинается расщепление крахмала в амилопластах и синтез слизи, одновременно образуются новые вакуоли, а эндоплазматический ретикулум принимает вид петель и концентрических кругов (Juniper et al., 1977). Инвагинации появляются в ядрах у *Muscari tubergenianum* при акклиматизации к холоду (Кравкина, Котеева, 2002). Глубокие инвагинации имеют ядра в клетках нектарников (Gaffal et al., 2007). Возможно, сложная форма ядра в чувствительных клетках и поверхностных клетках основания также определяется высоким осмотическим потенциалом цитоплазмы этих клеток.

Судя по меньшей плотности цитозоля и состоянию пластид, а также по менее сложной форме ядра, у центральных чувствительных клеток осмотический потенциал меньше, чем у поверхностных, что может быть одной из причин неспособности осевых клеток генерировать рецепторный потенциал действия. То же в основании: поверхностные клетки, судя по ультраструктуре, имеют намного больший осмотический потенциал, чем осевые. Показано, что электрический сигнал от чувствительных клеток к листу передается именно по поверхностным клеткам основания (Williams, Mozingo, 1971).

Чувствительные и антиклинальные клетки 1—2-го ярусов в триггерных волосках, взятых зимой, также имеют более светлый цитозоль, округлые пластиды с расширенными тилакоидами и крупными светлыми пластоглобулами, ядра чувствительных клеток правильной формы, без лопастей и инвагинаций. Эти признаки в совокупности указывают на то, что зимой клетки триггерного волоска имеют значительно более низкий осмотический потенциал, чем летом. Зимой чувствительность ловушек снижена: они не захлопываются в ответ даже на многократное раздражение триггерных волосков. Основным отличием клеток у триггерных волосков, взятых зимой, от летних, судя по ультраструктурным данным, является бóльшая обводненность цитоплазмы. Возможно, высокий осмотический потенциал поверхностных чувствительных клеток и клеток основания является обязательным условием для их электрической активности.

Поверхностные клетки основания обладают общими чертами с передаточными клетками (Offler et al., 2003): они имеют многочисленные протуберанцы клеточных стенок, плотную цитоплазму, богатую органеллами, развитую эндомембранную систему. Так же, как у мимозы электрический сигнал распространяется по передаточным клеткам флоэмы листа и черешка (Fleurat-Lessard, Bonnemain, 1978), у венериной мухоловки передача сигнала идет по поверхностным клеткам основания (Williams, Mozingo, 1971). Протуберанцы оболочки клеток основания увеличивают объем апопласта, в котором у *Dionaea* накапливаются ионы Ca^{2+} (Buchen, Schröder, 1985), необходимые для развития электрических процессов. Ультраструктура клеток основания не претерпевает существенных изменений после стимуляции в отличие от других соседних с чувствительными клеток триггерного волоска — антиклинальных клеток первого яруса. Можно предположить, что развитый апопласт клеток основания является резервуаром воды и ионов, которые перемещаются между цитоплазмой и апопластом клеток волоска при его сгибании.

Антиклинальные клетки различаются по ультраструктуре и по характеру изменений после стимуляции. Цитоплазма клеток двух нижних ярусов просветляется, образуются крупные сложные ломасомы, уменьшается плотность стромы и расширяются полости тилакоидов пластид. Оболочки этих клеток имеют небольшие единичные протуберанцы, что наряду с характером изменений их ультраструктуры после стимуляции указывает на их участие в распределении воды при сгибании триггерного волоска. Вакуоли клеток первого яруса по своему виду напоминают таниновые вакуоли зеленой водоросли *Mougeotia scalaris* (Russ et al., 1991), которые накапливают ионы кальция. Возможно, они являются дополнительным источником Ca^{2+} для чувствительных клеток. Это подтверждается тем, что в апикальной части цитоплазмы чувствительных клеток кальция значительно больше, чем в центральной части (Buchen, Schröder, 1985).

Особый интерес представляет ультраструктура клеток третьего слоя, наиболее удаленных от чувствительных. Их цитоплазма заполнена липидными каплями, а стенка кутинизирована практически на всю толщину. По-видимому, основной функцией этих клеток является регуляция транспорта водных растворов к верхушке триггерного волоска, поэтому их можно называть барьерными клетками. В связи с этим интересно отметить, что только в этих клетках триггерного волоска плазмалемма плотно прилегает к клеточной оболочке, отсутствуют ломасомы. На основании сходства расположения барьерных клеток в железках представителей сем. *Droseraceae* были сделаны предположения о том, что железистые и чувствительные трихомы являются гомологичными органами (Williams, 1976).

Клетки верхушки не изменяются после стимуляции, поскольку, вероятно, вода, вытесняемая из чувствительных клеток при деформации, их не достигает. Содержимое вакуолей этих клеток отличается от нижележащих клеток: оно либо мелкозернистое средней электронной плотности, либо в виде крупных глобул. Природа включений неизвестна, но показано, что вакуоли в клетках верхушки содержат преимущественно K^+, как и в клетках эпидермы и гиподермы, в отличие от чувствительных клеток, где обнаружен в основном Ca^{2+} (Buchen, Schröder, 1985).

На основании проведенного исследования изменений ультраструктуры при сгибании триггерного волоска *D. muscipula* сделаны следующие выводы. У нестимулированного триггерного волоска ультраструктура периферических клеток основания и чувствительных клеток свидетельствует о высоком осмотическом потенциале. Высокий осмотический потенциал поверхностных чувствительных клеток и клеток основания является необходимым условием для развития рецепторного потенциала и потенциала действия в клетках триггерного волоска, а также для проведения электрического сигнала от чувствительных клеток к листу. После стимуляции увеличивается обводненность цитоплазмы чувствительных клеток. Характер изменений ультраструктуры антиклинальных клеток первого и второго ярусов после стимуляции триггерного волоска указывает на то, что вода, вытесняемая в момент деформации из вакуолей чувствительных клеток, поступает также и в цитоплазму антиклинальных клеток. Антиклинальные клетки третьего яруса выполняют функцию барьерных, препятствуя транспорту воды по оболочке к верхушке волоска.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Динамика транспорта и запасания углеводов в листьях растений с симпластной и апопластной загрузкой флоэмы в норме и при экспериментальных воздействиях // Физиология растений. 2000. Т. 47. № 1. С. 120—141.

Габараева Н. И. Развитие экзины у *Michelia fuscata* (*Magnoliaceae*) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 3. С. 311—332.

Запрометов М. Н. О функциональной роли фенольных соединений в растениях // Физиология растений. 1992. Т. 39. № 6. Р. 1197—1207.

Кравкина И. М., Котеева Н. К. Структурные изменения в клетках мезофилла зимнезеленого листа *Muscari tubergenianum* (*Hyacinthaceae*) в условиях зимних колебаний температур // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 10. С. 74—81.

Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Ультраструктурная характеристика секреторных клеток листовых железок растений *Droseraceae* в связи с синтезом нафтохинонов. 2. Цитоплазма // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 1. С. 59—68.

Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Ультраструктурные основы синтеза нафтохинонов в железках представителей рода *Drosera* // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 12. С. 1878—1889.

Balotin N. M., Dipalma J. R. Spontaneous electrical activity of *Dionaea muscipula* // Science. 1962. Vol. 138. N 3547. P. 1338—1339.

Benolken R. M., Jacobson S. L. Responce properties of a sensory hair excised from Venus's flytrap // J. Gen. Physiol. 1970. Vol. 56. P. 64—82.

Buchen B., Hensel D., Sievers A. Polarity in mechanoreceptor cells of trigger hairs of *Dionaea muscipula* Ellis // Planta. 1983. Vol. 158. N 5. P. 458—468.

Buchen B., Schröder W. H. Localization of calcium in the sensory cells of the *Dionaea* trigger hair by Laser Micro-Mass Alalysis (LAMMA) / Molecular and cellular aspects of calcium in plant development. New York; London, 1986. C. 233—240.

Campbell N. A., Garber R. C. Vacuolar reorganization in the motor cells of *Albizzia* during leaf movement // Planta. 1980. Vol. 148. N 3. P. 251—255.

Dipalma J. R., Mohl R., Best W., jr. Action potential and contraction of *Dionaea muscipula* (Venus Flytrap) // Science. 1961. Vol. 133. N 3456. P. 878—879.

Dipalma J. R., Mcmichael R., Dipalma M. Touch receptor of Venus Flytrap, *Dionaea muscipula* // Science. 1966. Vol. 152. N 3721. P. 539—540.

Fleurat-Lessard P. Structure and ultrastructure of the pulvinus in nyctinastic legumes. In: Pulvinus: motor organ for leaf movement. Rockville, Md. : American Society of Plant Physiologists, 1990. Current topics in plant physiology. Vol. 3. P. 101—129.

Fleurat-Lessard P., Bonnemain J. L. Structural and ultrastructural characteristics of the vascular apparatus of the sensitive plant (*Mimosa pudica* L.) // Protoplasma. 1978. Vol. 94. N 1. P. 127—143.

Fleurat-Lessard P., Bouchepillon S., Leloup C., Bonnemain J. L. Distribution and activity of the plasma membrane H^+-ATPase in *Mimosa pudica* L. in relation to ionic fluxes and leaf movements // Plant Physiol. 1997. Vol. 113. N 3. P. 747—754.

Fleurat-Lessard P., Roblin G. J. B., Besse C. Effects of colchicine, vinblastin, cytochalasin B and phalloidin on the seismonastic movement of *Mimosa pudica* leaf and on motor cell ultrastructure // Journ. Exp. Bot. 1988. Vol. 39. N 2. P. 209—221.

Gaffal K. P., Friedrichs G. J., El-Gammal S. Ultrastructural evidence for a dual function of the phloem and programmed cell death in the floral nectary of *Digitalis purpurea* // Ann. Bot. 2007. Vol. 99. N 4. P. 593—607.

Goebel K. Insektivoren / Pflanzenbiologische Schilderungen. 1891. Teil 2. S. 53—160.

Haberlandt G. Sinnesorgane im Pflanzenreich. Leipzig, 1906. 207 S.

Hodick D., Sievers A. The action potential of *Dionaea muscipula* Ellis // Planta. 1988. Vol. 174. N 1. P. 8—18.

Hollins D. L., Jaffe M. J. On the role of tannin vacuoles in several nastic leaf responses // Protoplasma. 1997. Vol. 199. N 3. P. 215—222.

Jaffe M. J. Thigmomorphogenesis: The response of plant growth and development to mechanical stimulation // Planta. 1973. Vol. 114. N 2. P. 143—157.

Juniper B., Gilchrist A., Robins R. Some features of secretory systems in plants // Histoch. J. 1977. Vol. 9. N 5. P. 659—680.

Juniper B. E., French A. The distribution and redistribution of endoplasmic reticulum (ER) in geoperceptive cells // Planta. 1972. Vol. 109. N 3. P. 211—224.

Juniper B. E., Robins R. J., Joel D. M. The carnivorous plants. London, 1989. 353 p.

Krol E., Dziubinska H., Stolarz M., Trebacz K. Effects of ion channel inhibitors on cold- and electrically-induced action potentials in *Dionaea muscipula* // Biol. Plant. 2006. Vol. 50. N 3. P. 411—416.

Kurkova E. V., Kalinkina L. G., Baburina O. K. et al. Responses of *Seidlitzia rosmarinus* to salt stress // Biol. Bull. 2002. Vol. 29. N 3. P. 221—228.

Lloyd F. E. The carnivorous plants. New York, 1942. 352 p.

Maeda M., Thompson G. A., jr. On the mechanism of rapid plasma membrane and chloroplast envelope expansion in *Dunaliella salina* exposed to hypoosmotic shock // J. Cell Biol. 1986. Vol. 102. N 1. P. 289—297.

Morse M.J., Satter R. L. Relationships between motor cell ultrastructure and leaf movements in *Samanea saman* // Physiol. Plant. 1979. Vol. 46. N 4. P. 338—346.

Moysset L., Simón E. Secondary pulvinus of *Robinia pseudoacacia* (*Leguminosae*): structural and ultrastructural features // Am. J. Bot. 1991. Vol. 78. N 11. P. 1467—1486.

Niki T., Sakai A. Ultrastructural changes related to frost hardiness in the cortical parenchima cells from mulberry twigs // Plant Cell Physiol. 1981. Vol. 22. N 2. P. 171—183.

O'Neill S. D. Osmotic adjustment and the development of freezing resistance in *Fragaria virginiana* // Plant Physiol. 1983. Vol. 72. N 4. P. 938—944.

Offler C. E., Mccurdy D. W., Patrick J. W., Talbot M. J. Transfer cells: cells specialized for a special purpose // Ann. Rev. Plant Biol. 2003. Vol. 54. N 1. P. 431—454.

Ristic Z., Ashworth E. N. Response of xylem ray parenchyma cells of red osier dogwood (*Cornus sericea* L.) to freezing stress (microscopic evidence of protoplasm contraction) // Plant Physiol. 1994. Vol. 104. N 2. P. 737—746.

Robinson D. G., Sieber H., Kammerloher W., Schaffner A. R. PIP1 aquaporins are concentrated in plasmalemmasomes of *Arabidopsis thaliana* mesophyll // Plant Physiol. 1994. Vol. 111. N 2. P. 645—649.

Russ U., Grolig F., Wagner G. Changes of cytoplasmic free Ca^{2+} in the green alga *Mougeotia scalaris* as monitored with indo-1, and their effect on the velocity of chloroplast movements // Planta. 1991. Vol. 184. N 1. P. 105—112.

Sibaoka T. Action potentials and rapid plant movement / F. Skoog, ed. Plant Growth Substances. Berlin, 1980. P. 462—469.

Stuhlman O., Darden E. B. The action potentials obtained from venus's-flytrap // Science. 1950. Vol. 111. N 2888. P. 491—492.

Toriyama H., Satô S. On the contents of central vacuole in the *Mimosa* motor cell // Cytologia. 1971. Vol. 36. N 2. P. 359—357.

Vapaavuori E., Nurmi A. Chlorophyll-protein complexes in *Salix* sp. 'Aquatica Gigantea' under strong and weak light. II. Effect of water stress on the chlorophyll-protein complexes and chloroplast ultrastructure // Plant Cell Physiol. 1982. Vol. 23. N 5. P. 791—801.

Vapaavuori E. M., Korpilahti E., Nurmi A. H. Photosynthetic rate in willow leaves during water stress and changes in the chloroplast ultrastructure, with special reference to crystal inclusions // J. Exp. Bot. 1984. Vol. 35. N 3. P. 306—321.

Volkmann D., Sievers A. Graviperception in multicellular organs // Encycl. Plant Physiol. New Series. Vol. 3. Eds W. Haupt and M. Feinlieb. Berlin, 1979. Vol. 3. P. 573—600.

Weintraub M. Leaf movements in *Mimosa pudica* L. // New Phytol. 1952. Vol. 50. N 3. P. 357—382.

Williams M. E., Mozingo H. N. The fine structure of the trigger hair in Venus's flytrap // Am. J. Bot. 1971. Vol. 58. N 6. P. 532—539.

Williams S. E. Comparative sensory physiology of the *Droseraceae* — the evolution of a plant sensory system // Proc. Amer. Phil. Soc. 1976. Vol. 120. P. 187—204.

Wisniewski M., Ashworth E. N. A comparison of seasonal ultrastructural changes in stem tissues of peach (*Prunus persica*) that exhibit contrasting mechanisms of cold hardiness // Bot. Gaz. 1986. Vol. 147. N 4. P. 407—417.

Wu J., Lightner J., Warwick N., Browse J. Low-temperature damage and subsequent recovery of *fab1* mutant arabidopsis exposed to 2 °C // Plant Physiol. 1997. Vol. 113. N 2. P. 347—356.

Yelenosky G., Guy C. L. Freezing tolerance of citrus, spinach, and petunia leaf tissue: Osmotic adjustment and sensitivity to freeze induced cellular dehydration // Plant Physiol. 1989. Vol. 89. N 2. P. 444—451.

SUMMARY

The ultrastructure of mechanoreceptor trichome (trigger hair) of carnivorous Venus's Flytrap (*Dionaea muscipula*) before and after stimulation is described. The trigger hair consists of four parts: pedestal, layer of sensitive cells, 3 layers of so called 'anticlinal' cells and apex. No pronounced changes of ultrastructure after stimulation were noted in pedestal cells except cytosol clearing. No changes in apex cells were found as well. In the 1st and 2nd layers of anticlinal cells cytosol as well as mitochondrial matrix and plastid stroma cleared, cristae and thylakoids swelled, multivesicular bodies appeared. The dynamics of sensitive cell ultrastructure was most significant. Multiple lomasomes appeared, number of small vacuoles with flaky content increased, nuclear lobes and invagination decreased, mitochondria and plastids cleared, endoplasmic reticulum transformed. It is supposed that the high osmotic potential of surface cells cytoplasm of pedestal and sensitive layer is necessary for trigger hair sensitivity. Nucleus with lobes and invaginations in surface cells of pedestal and sensitive layer must be a marker of high osmotic potential of cytoplasm. Trigger hair bending is accompanied by solute transport redistribution between sensitive cells and pedestal and anticlinal cells. Solute transport to hair apex is regulated by anticlinal cells of the 3rd layer.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.542.1

© **Ю. Е. Алексеев,[1] А. П. Лактионов,[2] Н. Н. Цвелёв[3]**

НОВЫЙ ВИД РОДА *PUCCINELLIA* (*POACEAE*) ИЗ СЕВЕРНОГО ПРИКАСПИЯ

YU. E. ALEXEEV, A. P. LAKTIONOV, N. N. TZVELEV. A NEW SPECIES OF *PUCCINELLIA* (*POACEAE*) FROM THE NORTH COAST OF THE CASPIAN SEA

[1] Биологический факультет Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Воробьевы горы, каф. геоботаники
[2] Институт экологии Волжского бассейна РАН, Лаборатория фитоценологии
445003 Тольятти, ул. Комзина, 10
[3] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2, Гербарий

Поступила 18.03.2008

Описывается новый для науки вид *Puccinellia vitalii* Yu. Alexeev, Laktionov et Tzvel. из Северного Прикаспия, который вместе с близким видом *P. choresmica* Krecz. ex Drob. выделяются в новую секцию — *Puccinellia* sect. *Vitalia* Yu. Alexeev, Lactionov et Tzvel.

Ключевые слова: *Puccinellia*, *Poaceae*, новый вид, Северный Прикаспий.

Выдающимся российским ботаником В. И. Кречетовичем при подготовке рукописи по роду *Puccinellia* Parl. для второго тома «Флоры СССР» был намечен в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) новый для науки вид с Северного Прикаспия. Однако под давлением редакции этой многотомной сводки Кречетович был вынужден отказаться от публикации некоторых из намеченных им новых видов (казалось, что их слишком много), а также от принятого им приоритетного названия этого рода *Puccinellia*, который пришлось назвать «*Atropis* Rupr.». Намеченный к описанию новый вид из Прикаспия под названием «*Puccinellia pallescens* Krecz.» остался неопубликованным. В своей сводке по злакам СССР один из авторов настоящей статьи — Н. Н. Цвелёв (1976 : 507) — упомянул это название в примечании к среднеазиатскому виду *P. choresmica* (Krecz.) Drob., к которому он был отнесен с некоторой оговоркой. Отчасти это было сделано вследствие наличия лишь очень незначительного материала по «*P. pallescens*». Кроме того, сильно расставленные цветки в колосках казались следствием не вполне нормального их развития, а после 1900 г. вид никем не собирался.

Только в начале нового, XXI в. он был найден в большом количестве авторами настоящей статьи — Ю. Е. Алексеевым и А. П. Лактионовым, которые имели возможность наблюдать его в природе. В частности, выяснилось, что он в отличие от большинства других видов рода является рано и быстро развивающимся на месте пересыхающих водоемов и отмелей эфемерным однолетником или двулетником, основным отличительным признаком которого являются сильно расставленные цветки колосков, похожих в этом отношении на колоски некоторых видов родов *Cutandia* Willd. и *Glyceria* R. Br. У наиболее близкого к нему также эфемерного вида *P. choresmica* (Krecz.) Drob. этот признак менее выражен, а нижние цветковые чешуи у него немного более притупленные, что приближает его к широко распространенному полусорному виду *P. hauptiana* (Krecz.) Kitag. Не исключено, что *P. choresmica* сформировался в результате «поглощения» путем гибридизации восточноприкаспийских популяций нашего нового вида очень «активным» видом *P. hauptiana*.

На наш взгляд, описываемый нами новый вид вместе с близким видом *P. choresmica* заслуживает выделения в особую, новую секцию, которую, как и новый вид, называем в честь В. И. Кречетовича по его имени, так как по его фамилии уже названы виды *P. kreczetowiczii* Bubnova из Южной Сибири и род *Kreczetoviczia* Tzvel. из сем. *Cyperaceae*.

Puccinellia Parl. sect. Vitalia Yu. Alexeev, Laktionov et Tzvel. sect. nov. — Planta annua vel biennis, culmis saepe prostratis. Spiculae floribus valde distantibus. Antherae 0.4—0.8 mm lg. — Растения однолетние или двулетние. Стебли обычно простертые. Колоски с сильно расставленными цветками. Пыльники 0.4—0.8 мм дл. — Typus (тип): *P. vitalii* Yu. Alexeev, Laktionov et Tzvel.

Puccinellia vitalii Yu. Alexeev, Laktionov et Tzvel. sp. nov.

P. pallescens Krecz. ex Tzvel. 1976, Злаки СССР: 507, nom. nud. — Planta annua vel biennis, caespitosa, culmis prostratis vel ascendentibus, 10—20 cm lg. Foliorum laminae ca. 2 mm lt., planae vel laxe convolutae; ligulae hyalinae, 1.2—1.8 mm lg. Paniculae plus minusve diffusae vel contractae, ramis scabris, 2—6 cm lg. Spiculae 7—12 mm lg., lineares, floribus valde distantibus (internodiis 1—5 mm lg.), in numero 4—7. Glumae inaequales, lanceolatae, inferior ca. 1 mm lg., uninervis, superior 1.5—2 mm lg., vulgo trinervia. Lemmata 2.5—3 mm lg., oblonge — lanceolata, 5 — nervia, prope basin vix pubescentia. Paleae lemmatis subaequales, secus carinas ciliolata. Antherae 0.4—0.8 mm lg.

Typus: «Prov. Astrachan, distr. Krasnyi Jar, in parte orientali deltae Volgicae, ripa devexa arenaria limenis 10 km boreali — orientaliter versus a pag. Krasnyi Jar, 2 V 2006, Ju. Alexeev, A. Laktionov». — LE.

Paratypi: Prope Astrachan, leg. A. Graemitinsky acc. Claus 1849; Gub. Astrachan, Krasnyi Jar, 3 V 1900, I. Paczoski; prov. Astrachan, pag. Aksarajsk, vallis inundata fl. Áchtuba, 30 IV 2001, Ju. Alexeev.

Affinitas. A specie proxima — P. choresmica V. Krecz. spiculae floribus valde distantibus et lemmatis longioribus (2.5—3 mm, non 2.2—2.5 mm lg.) acutiusculis (non obtusis) differt.

Species in honorem botanici rossici gloriosi, auctoris elaborationis generis Puccinellia in «Flora URSS» — Vitalij Ivanovicz Kreczetowicz nominata est.

Однолетние или двулетние дерновинные растения с простертыми или восходящими стеблями 10—20 см дл. Листовые пластинки около 2 мм шир., плоские или рыхло вдоль свернутые; язычки пленчатые, 1.2—1.8 мм дл. Метелки более или менее раскидистые или сжатые, с шероховатыми веточками 2—6 см дл. Колоски 7—12 мм дл., линейные, с сильно расставленными цветками (с междоузлиями 1—1.5 мм дл.) в числе 4—7. Колосковые чешуи неравные, ланцетные, нижняя около 1 мм дл., однонервная, верхняя 1.5—2 мм дл., обычно с 3 жилками. Нижние цветковые чешуи 2.5—3 мм дл., продолговато-ланцетные, с 5 жилками, близ основания едва опушенные. Верхние цветковые чешуи почти равные нижним, по килям мелкореснитчатые. Пыльники 0.4—0.8 мм дл.

Тип. «Астраханская обл., Красноярский р-н, в восточной части дельты Волги, пологий песчаный берег лимана в 10 км к северо-востоку от сел. Красный Яр, 2 V 2006, Ю. Алексеев, А. Лактионов». — LE.

Паратипы. *P. charesmica*. Астрахань, без даты. С. Коржинский; Астраханская обл., окр. пос. Аксарайск, понижение в пойме на правобережье р. Ахтубы, 30 IV 2001, Ю. Алексеев (MW, остальные — LE).

Родство. От наиболее близкого вида *P. choresmica* отличается сильно расставленными цветками колоска и более длинными (2.5—3, а не 2.2—2.5 мм дл.) островатыми нижними цветковыми чешуями.

Вид назван в честь известного российского ботаника автора обработки рода *Puccinellia* во «Флоре СССР» Виталия Ивановича Кречетовича.

P. vitalii обитает по берегам пересыхающих к середине лета пресных или слабосоленых лиманов, расположенных в приграничной зоне между глинистыми буграми Бэра и песчаными барханами, а также по берегам временных водоемов южной части Волго-Ахтубинской поймы и восточной части дельты Волги, по-видимому являясь эндемичным видом Северного Прикаспия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кречетович В. И. Род *Atropis* Rupr. // Флора СССР. М.; Л., 1934. Т. 2. С. 460—493.
Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 778 с.

SUMMARY

Two new taxa are described: *Puccinellia vitalii* Yu. Alexeev, Laktionov et Tzvel., a endemic species of the North coast Caspian Sea, and *Puccinellia* sect. *Vitalia* Yu. Alexeev, Laktionov et Tzvel.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.333.39 (571)

© В. А. Бакалин

ВИДЫ РОДА *NARDIA* SECT. *SUBCLAVATAE* (*JUNGERMANNIACEAE*, *HEPATICAE*) В РОССИИ

V. A. BAKALIN. THE SPECIES OF *NARDIA* SECT. *SUBCLAVATAE* (*JUNGERMANNIACEAE*, *HEPATICAE*) IN RUSSIA

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159
E-mail: v_bak@list.ru
Поступила 06.02.2007
Окончательный вариант получен 23.10.2007

Секция *Subclavatae* рода *Nardia* включает 3 вида: *N. succulenta*, распространенный в Центральной и Южной Америке, *N. assamica* и *N. subclavata*, встречающиеся в Евразии. Представлены морфологические описания 2 видов, собранных на российском Дальнем Востоке. Обсуждаются экология, распространение и отличительные признаки обоих таксонов. *N. subclavata* приводится впервые для российской флоры печеночников.

Ключевые слова: печеночники, *Hepaticae*, новые находки.

При изучении коллекций, собранных на Курильских островах (российский Дальний Восток), были обнаружены растения, относящиеся к роду *Nardia* S. Gray, corr. Carring. и определенные в дальнейшем как *N. subclavata* (Steph.) Amakawa. Этот таксон, относящийся к олиготипной секции *Sabclavatae* H. Inoue, считался эндемом Японии и ранее для России не указывался. Секция включает еще 2 вида: *N. assamica* (Mitt.) Amakawa, встречающийся в Евразии, и *N. succulenta* (Rich. ex Lehm.) Spruce, известный из Центральной и Южной Америки. Отсутствие описания *N. subclavata* в российской литературе, а также полученные новые данные о распространении *N. assamica* побудили нас обсудить морфологию, экологию и распространение обоих видов этой секции, известных в России.

Род *Nardia* с типовым видом *N. compressa* (Hook.) S. Gray, согласно последней сводке чешского бриолога J. Vana (1976), включает 16 видов и подразделяется на 2 подрода. Типовой подрод *Nardia* (с единственным видом: *N. compressa*), характеризуется латерально сжатыми стеблями с четко выраженным гиалодермисом и выступающими как на спинной, так и на брюшной стороне листьями. Второй подрод — *Geoscypharia* Trevis, включающий 15 видов, характеризуется не сжатыми с боков стеблями без гиалодермиса. Подрод разделяется на 5 секций: *Nudae* Vana (с единственным видом *N. nuda* (Lindenb. et Gottsche) Vana), *Subclavatae* (включает 3 вида: *N. subclavata*, *N. assamica* и *N. succulenta*), *Breidlerion* Grolle (*N. breidleri* (Limpr.) Lindb. и *N. poeltii* Vana), *Fragelliformes* H. Inoue (*N. arnelliana* Grolle и *N. fragelliformes* H. Inoue), *Geoscypharia* (*N. geocsyphus* (DeNot.) Lindb., *N. insecta* Lindb., *N. japonica* Steph., *N. lescurii* (Aust.) Underw., *N. scalaris* S. Gray и *N. unispiralis* Amakawa) и один вид имеет неясное положение — *N. huerlimannii* Vana et Grolle, описанный из Новой Каледонии.

Относящиеся к секции *Sabclavata*, *N. subclavata* и *N. assamica* имеют восточноазиатское распространение, последний вид также известен из изолированного местонахождения на Кавказе. Основными признаками видов секции является хорошо развитый периантий, четко выступающий из покровных листьев, равный или превышающий по длине перигиний, причем перигиний является непосредственным продолжением стебля (ось перигиния не образует угла с осью стебля).

Учитывая, что описание *N. subclavata* ранее на русском языке не публиковалось, а диагноз и рисунки *N. assamica* в широко известном определителе Р. Н. Шлякова (1981) основаны на работе T. Amakawa (1959) и изучении кавказских образцов, представляется оправданным дать описания обоих видов, основываясь на дальневосточных материалах. У обоих видов нами не были обнаружены спорофиты и их описание мы приводим по Amakawa (1959).

Nardia subclavata (Steph.) Amakawa, Journ. Jap. Bot. 32 : 40, 1957 — *Jungermannia subclavata* Steph., Spec. Hep. 6 : 93, 1917.

Побеги бледно-зеленые до желтовато-зеленых, 800—1300 мкм шир. и 5—10 мм дл., часто с мелкими брюшными веточками от 250 мкм шир.; вблизи периантия расширяются до 1300—1600 мкм. Нередко брюшная сторона стебля и основания листьев приобретают пурпурную окраску. Ризоиды собраны в пучки и образуются в месте основания амфигастриев. Стебель в сечении округлый, приблизительно 240 мкм в диам., 11 клеток толщ., клетки тонкостенные, с вогнутыми угловыми утолщениями, уменьшаются в размерах от края к центру (по краю до 42 мкм в диам., в центре лишь около 14—18 мкм). Ветвление брюшное, ветви образуются в пазухах амфигастриев.

Листья от стебля отстоящие, прикреплены под углом 40—45° к оси, иногда основание брюшного края листа срастается с амфигастрием; поперечно-овальные, цельные или, нередко, неглубоко (не более 1/6 длины листа) выемчатые; 525—600 мкм дл. и 825—900 мкм шир., ширина превышает длину в 1.3—1.5 раза. Амфигастрии от стебля отстоящие, 330—350 мкм дл. и около 240 мкм шир., на брюшной стороне обычно коротко низбегающие.

Клетки в середине листа 35—40 × 31—36 мкм, тонкостенные, с выпуклыми до узловатых угловыми утолщениями, с одним неправильно овальным до фасолевидного зернистым масляным тельцем до 20 мкм дл. и 5—8 мкм шир.; вдоль края тонкостенные, с утолщенной наружной стенкой и выпуклыми угловыми утолщениями около 28 мкм.

Двудомный. Андроцеи с 2—5 парами покровных листьев, интеркалярные. Периантий конический, 850—900 мкм шир. и 1300 мкм дл., с 3—5 ясными складками, на 2/3 выступающий из покровных листьев. Перигиний с двумя парами листьев, превышает длину периантия в 1.5 раза, часто пурпурно окрашен. Споры 15—18 мкм в диам., тонко папиллозные; элатеры около 7.5 мкм толщ., двухспиральные (рис. 1).

Экология. В России вид произрастает на тонкозернистом грунте вдоль ручьев (нередко с высоким содержанием серы) в криволесьях образованных *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. На Парамушире (вулкан Эбеко) обнаружен также на вулканической пустоши. Южнее, в Японии, встречается на мелкоземе по берегам ручьев, на освещенных скалах, по обочинам дорог, а также часто растет погруженным в воду с содержанием серы (в таких случаях обычно вместе с *Plectocolea vulcanicola* Schiffn.), на высотах от 300 до 2100 м над ур. м. от пояса вечнозеленых лесов до субальпийских темнохвойных сообществ (Amakawa, 1959).

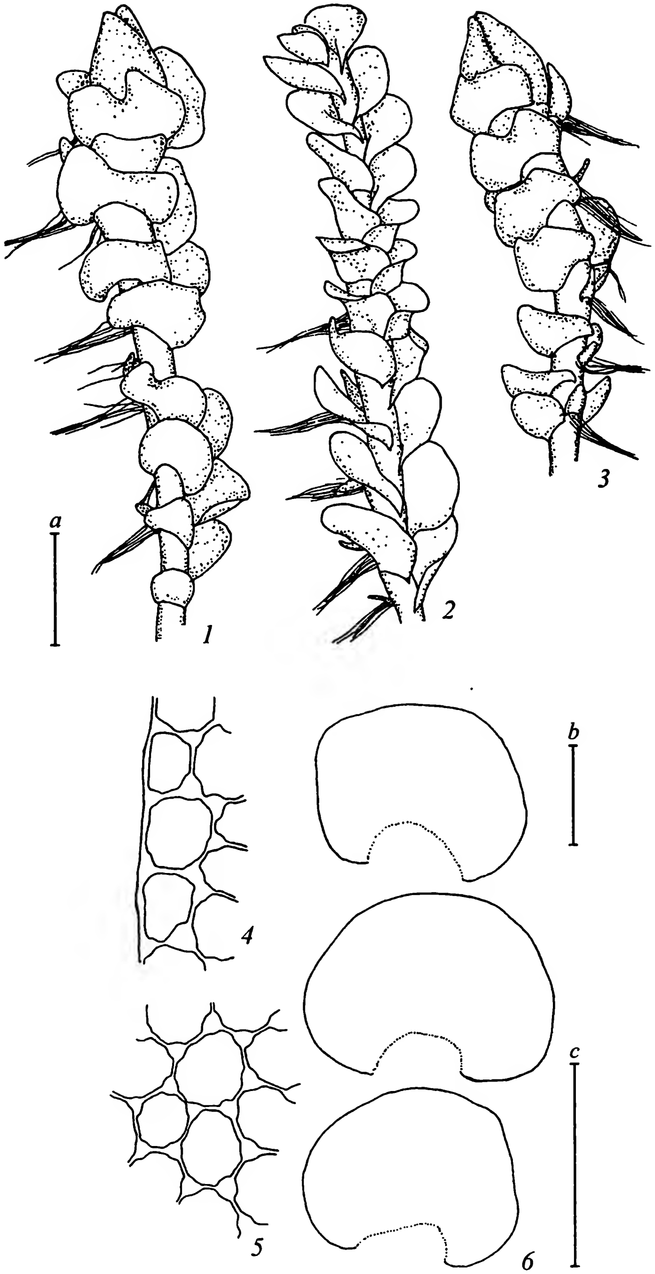


Рис. 1. *Nardia subclavata* (Steph.) Amakawa.

1, *3* — побег с периантием; *2* — побег с андроцеями; *4* — клеточная сеть вдоль края листа; *5* — клеточная сеть в середине листа; *6* — листья. Масштабные линейки, мкм: *1a—3a* — 1000; *4b—5b* — 50; *6c* — 1000. (Курильские острова, о-в Итуруп, вулкан Богдан Хмельницкий, 26 IX 2005 В. А. Бакалин, к-70-1-05, VLA).

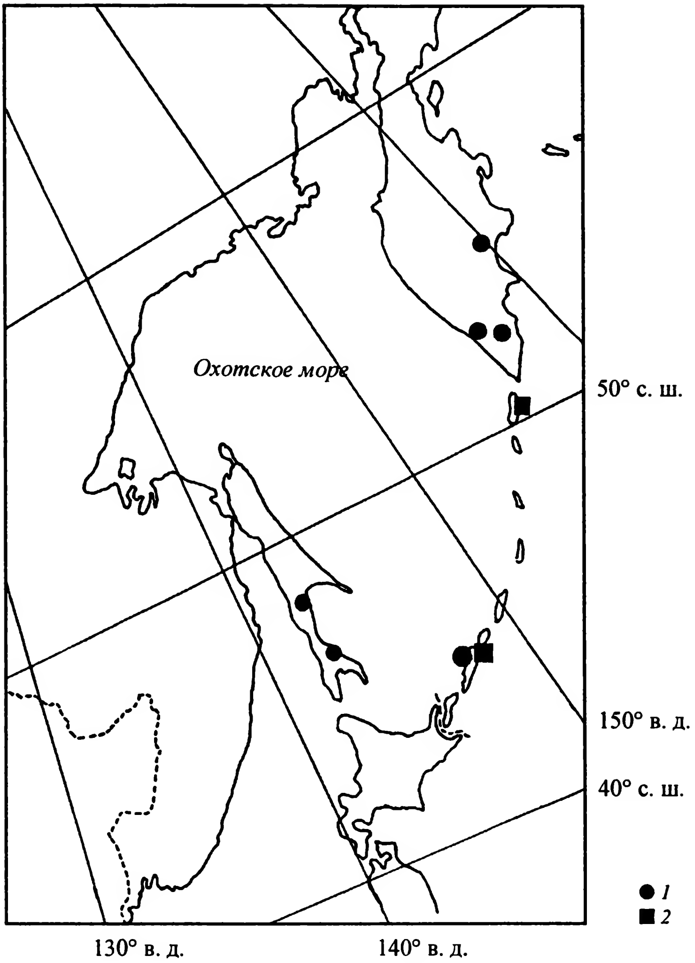


Рис. 2. Распространение в России *Nardia assamica* (Mitt.) Amakawa (*1*) и *N. subclavata* (Steph.) Amakawa (*2*).

Изученные образцы: Курильские острова, о-в Итуруп, вулкан Богдан Хмельницкий, 260 м над ур. м., 45°21′ с. ш., 147°52′ в. д., 26 IX 2005 В. А. Бакалин, к-70-1-05, VLA; там же, вулкан Баранского, 300 м над ур. м., 45°05′ с. ш., 147°59′ в. д., 15 IX 2005 В. А. Бакалин, к-54-10-05, VLA; о-в Парамушир, Северо-Курильск, 50 м над ур. м., 50°39′ с. ш., 156°07′ в. д., 13 VII 2004 В. А. Бакалин, к-77-8-04, VLA; там же, вулкан Эбеко, 400 м над ур. м., 50°41′ с. ш., 156°08′ в. д., 14 VII 2004 В. А. Бакалин, к-81-4-04, VLA.

Распространение. Известен таксон пока только из двух островов Курильского архипелага: Итуруп и Парамушир (рис. 2). Вне России встречается в Японии от Хоккайдо до Кюсю.

Nardia assamica (Mitt.) Amakawa Journ. Hattori Bot. Lab. 26 : 23, 1963 — *Jungermannia assamica* Mitt., Journ. Proc. Linn. Soc. London 5 : 90, 1861.

Побеги беловатые до беловато-зеленоватых, в основании и в месте андроцеев нередко буреющие, 400—500 мкм шир. и до 5 мм дл., расширяющиеся вблизи периантия до 750 мкм. Ризоиды собраны в пучки и приурочены к основанию амфигастриев. Стебель в сечении округлый, около 500 мкм в диам., на поперечном срезе из 7 клеток толщ., которые приблизительно одинакового размера по краям и в центре, неправильно многоугольные 28—30 мкм в диам., тонкостенные с вогнутыми угловыми утолщениями.

Листья прикреплены под углом 70—85° к оси стебля, отстоящие, слегка вогнутые, на брюшной стороне один лист из каждой пары почти всегда в основании срастается с амфигастрием; поперечно-овальные до почковидных, цельные или слегка выемчатые, с шириной, не более чем на 1/5 превышающей длину, 375—450 мкм дл. и 450—465 мкм шир. Амфигастрии от стебля отстоящие, широкотреугольные, коротко низбегающие, 210—220 мкм шир. и 215—230 мкм дл.

Клетки в середине листа тонкостенные, с мелкими вогнутыми угловыми утолщениями, 31—34 × 27—28 мкм, не более 50 % их содержит одно округлое до неправильно-овального масляное тельце, не более 15 мкм в диам.; в основании очень крупные, до 50 мкм в диам., вдоль края со слегка утолщенными стенками, 24—25.5 мкм, с вогнутыми угловыми утолщениями.

Двудомный. Андроцеи интеркалярные, с 3—7 парами чашевидно вогнутых покровных листьев, антеридии по 2 в пазухах листа. Периантий 600—700 мкм дл. и 550 мкм шир., конический, с 5 ребрами или неправильно складчатый, на 1/2 длины выступающий из покровных листьев. Перихециальные листья сходны по величине со стерильными, но обычно на 1/5—1/4 разделены полулунной вырезкой, перихециальный амфигастрий крупный, до 650 мкм дл., превышающий длину листа в 1.3—1.5 раза. Перигиний с двумя парами листьев, в 1.5 раза длиннее периантия. Коробочка яйцевидная, с двухслойной стенкой; ножка образована небольшим числом клеток (4—5 в диам.); споры 14—15 мкм в диам., папиллозные; элатеры около 7 мкм толщ., двухспиральные (рис. 3).

Экология. На о-ве Итуруп произрастает на мелкоземе и в расщелинах скал по берегам ручьев, в том числе с высоким содержанием железа, в поясе *Alnus hirsuta*, а также в каменноберезовом (*Betula ermanii* Cham.) лесу с густым подлеском *Pinus pumila* (Pall.) Regel и *Sasa kurilensis* (Rupr.) Makino et Shibata; на мелкоземе по обочине дороги в сообществе *Pinus pumila—Sasa kurilensis*; на влажной разрушающейся вулканической пемзе приморских утесов. На Сахалине встречен на мелкоземе по обочине дороги в пихтово-березовом лесу и по берегу временного водотока в темнохвойном лесу. По литературным данным, в Японии (Amakawa, 1960) произрастает на мелкоземе по берегам ручьев, на обочинах дорог; в высотном отношении встречающийся от долинных вечнозеленых лесов до субальпийских сообществ.

Изученные образцы: Курильские острова, о-в Итуруп, вулкан Баранского, 409 м над ур. м., 45°05′ с. ш., 147°59′ в. д., 15 IX 2005 В. А. Бакалин к-56-12а-05, VLA; там же, р. Курилка, 400 м над ур. м., 45°09′ с. ш., 147°58′ в. д., 13 IX 2005 В. А. Бакалин, к-48-13-05, VLA; там же, Гнилые озера, 425 м над ур. м., 45°09′ с. ш., 147°58′ в. д., 13 IX 2005 В. А. Бакалин, к-50-9-05, VLA; там же, Черные скалы, 15 м над ур. м., 45°09′ с. ш., 147°10′ в. д., 22 IX 2005, В. А. Бакалин, к-66-20а-05, VLA; там же, вулкан Богдана Хмельницкого, 50 м над ур. м., 45°21′ с. ш., 147°53′ в. д., 26 IX 2005 В. А. Бакалин, к-71-3а-05, VLA. О-в Сахалин, центральная часть острова, пос. Восточный, 1 VIII 2001 J. Harpel и В. Я. Черданцева, KRABG-105781; южная часть острова, пос. Сокол 18 VII 2001 J. Harpel и В. Я. Черданцева, KRABG-105780.

Распространение. Известен в России из Южного и Центрального Сахалина (Bakalin et al., 2005), Курильских островов (Итуруп), а также южной и центральной частей п-ова Камчатка (Благодатских, Дуда, 2001; Чернядьева, Потемкин,

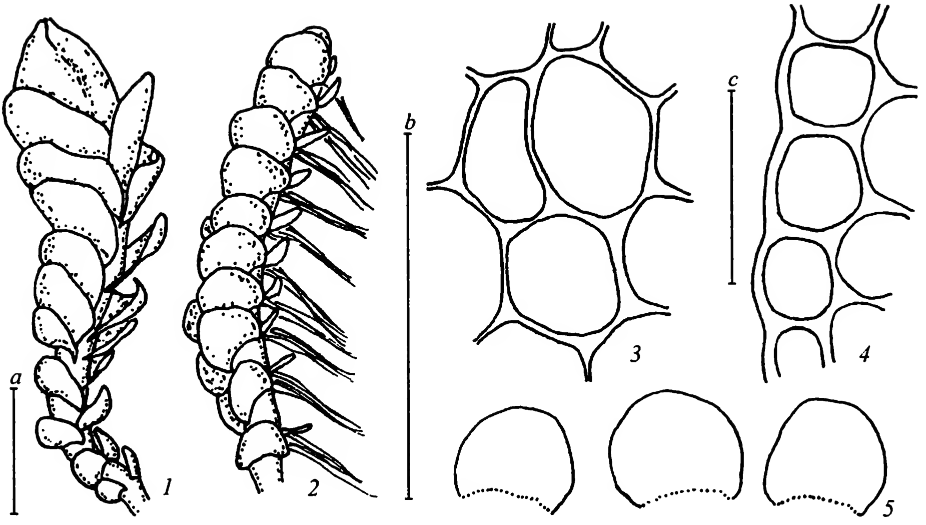


Рис. 3. *Nardia assamica* (Mitt.) Amakawa.

1 — побег с периантием, *2* — стерильный побег, *3* — клеточная сеть в середине листа, *4* — клеточная сеть по краю листа, *5* — листья. Масштабные линейки, мкм: *1a—2a* — 500; *5b* — 1000; *3c—4c* — 50. (Курильские острова, о-в Итуруп, вулкан Баранского, 15 IX 2005 В. А. Бакалин к-56-12а-05, VLA).

2002; Bakalin, 2003; Чернядьева и др., 2005). Вне России известен из юго-восточного Китая и Тайваня (Piippo, 1990), Корейского п-ова (центральная часть, Yamada, Choe, 1997), Японии (от Хоккайдо до Кюсю; Amakawa, 1960). Кроме того, известен из Аджарии, где неоднократно собирался на территории Батумского ботанического сада (Vana, 1976), однако, учитывая общее распространение вида, вероятно, правильнее считать это изолированное местонахождение результатом заноса вместе с почвой на корнях растений перевезенных из Восточной Азии.

Наиболее хорошо распространение обоих видов изучено в Японии, где оба таксона встречаются приблизительно на одних и тех же высотах, по всем крупным островам архипелага. В целом *N. subclavata* встречается реже *N. assamica* (Amakawa, 1960).

Восточно-азиатские таксоны *Nardia* sect. *Sabclavatae* неплохо различаются даже в полевых условиях. *N. subclavata* отличается от *N. assamica* значительно более крупными размерами побегов, как правило достигающих 1.3 мм в шир. (против 0.5 мм у *N. assamica*), выпуклыми до узловатых угловыми утолщениями клеток листа (против мелких вогнутых) и масляными тельцами, которые присутствуют в каждой клетке листа (у *N. assamica* масляные тельца развиты не более чем в 50 % клеток).

Третий вид секции — *N. succulenta* — распространен в Южной и Центральной Америке (Боливия, Перу, Эквадор, Колумбия, Доминиканские острова, Гваделупа, Мартиника, Мексика). Морфологически близок к *N. subclavata*, от которой отличается низким перигинием с одной парой перихециальных листьев (против высокого, с 2—3 парами листьев), изодиаметрическими клетками периантия (против удлиненных) и обычно двураздельным перихециальным амфигастрием (против ланцетного) (Vana, 1976).

Вероятно, могут представлять трудности разграничение *N. assamica* и *N. japonica*, которые характеризуются выступающим из перихеция периантием, перигинием с осью, почти не отклоняющейся от оси стебля, и амфигастриями, нередко срастающимися в основании с основанием одного из листьев. *N. japonica* отличается от *N. assamica* постоянно двулопастными листьями, разделенными на 1/5—1/3 тупоугольной вырезкой (против цельных или слегка выемчатых) и очень тонкозернистыми до гомогенных масляными тельцами, присутствующими по 2—4 по всех клетках листа (против зернистых, присутствующих по 1 не более чем в 50 % клеток).

Учитывая общее распространение обоих восточноазиатских видов, можно предположить, что они будут найдены на других островах Курильской гряды. Также вероятно, что *N. subclavata* будет обнаружен на о-ве Сахалин, а *N. assamica* — в Приморском крае.

Благодарности

Автор признателен проф. J. Vana (Чехия) за проверку определений *N. subclavata*, а В. Я. Черданцевой (БПИ ДВО РАН) за предоставленные образцы с о-ва Сахалин.

Работа частично поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 06-05-64137), ДВО РАН (№ 06-III-А-06-153, 06-III-В-06-190) и Фондом содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благодатских Л. С., Дуда Й. О флоре печеночников полуострова Камчатка // Новости систематики низших растений. 2001. Т. 34. С. 218—220.

Чернядьева И. В., Потемкин А. Д. Мохообразные Южно-Камчатского природного заказника. Флора и растительность Южной Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 2002. С. 73—98.

Чернядьева И. В., Потемкин А. Д., Золотов В. И. Мохообразные (*Bryophyta*) окрестностей Мутновских горячих источников // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 1. С. 23—39.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 4. Печеночники: Юнгерманниевые — Скапаниевые. Л., 1981. 221 с.

Amakawa T. Family *Jungermanniaceae* of Japan. I // J. Hattori Bot. Lab. 1959. N 21. P. 1—90.

Amakawa T. Family *Jungermanniaceae* of Japan. II // J. Hattori Bot. Lab. 1960. N 22. P. 248—291.

Bakalin V. A. A preliminary check-list of the hepatics of Kamchatka Peninsula (Russian Far East) // Arctoa 2003. Vol. 12. P. 83—90.

Bakalin V. A., Cherdantseva V. Ya., Gorobets K. V., Harpel H. Contributions to the knowledge on liverworts of Sakhalin Island (West Pacific) // Arctoa. 2005. Vol. 14. P. 36—48.

Piippo S. Annotated catalogue of Chinese *Hepaticae* and *Anthocerotae* // J. Hattori Bot. Lab. 1990. N 68. P. 1—192.

Vana J. Studien über die *Jungermannioideae* (*Hepaticae*) 10. *Nardia* // Folia Geobot. Phytotax. 1976. Vol. 11. P. 367—425.

Yamada K., Choe D.-M. A checklist of *Hepaticae* and *Anthocerotae* in the Korean Peninsula // J. Hattori Bot. Lab. 1997. N 81. P. 281—306.

SUMMARY

Nardia sect. *Subclavatae* H. Inoue includes three species. *N. succulenta* (Rich. ex Lehm.) Spruce occurs in Central and South America, while *N. assamica* (Mitt.) Amakawa and *N. subclavata* (Steph.) Amakawa in Eurasia. Morphological descriptions of two species collected in the Russian Far East are provided. The ecology, distribution and specific features of both taxa are discussed. *N. subclavata* is recorded for the first time for Russian liverwort flora.

УДК 581.9 (470.67) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 11

© Р. А. Муртазалиев, Х. У. Алиев

О НЕКОТОРЫХ НОВЫХ И РЕДКИХ ВИДАХ ФЛОРЫ ДАГЕСТАНА

R. A. MURTAZALIEV, H. U. ALIEV.

ON SOME SPECIES NEW AND RARE TO THE FLORA OF DAGESTAN

Горный ботанический сад ДНЦ РАН
367000 Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45
Факс (8722) 67-58-77
E-mail: pibreklab@yahoo.com

Поступила 23.11.2007
Окончательный вариант получен 10.01.2008

Приводятся сведения о новых для флоры Дагестана видах, выявленных в различных гербариях и отмеченных по результатам полевых исследований. Приведены наиболее интересные новые находки некоторых редких видов Дагестана.

Ключевые слова: флористические находки, редкие виды, Дагестан.

В ходе полевых исследований в Дагестане и обработки гербария Дагестанского государственного университета (LENUD), Горного ботанического сада ДНЦ РАН были выявлены новые для флоры Дагестана виды, а также новые местонахождения ряда редких видов, известных из нескольких пунктов. Наиболее интересные из них приведены ниже.

Bellardiochloa polychroa (Trautv.) Roshev. Несколько экземпляров этого вида были обнаружены в гербарии Дагестанского госуниверситета. Они были собраны во время паспортизации пастбищ Дагестана, под руководством Е. В. Шифферс и Л. Н. Чиликиной в 1930—1940-е годы XX в. Вид отмечен для сухих горных степей Южного Дагестана (Агульский р-н, окр. сел. Буршаг, на сухих травянистых склонах, 16 VII 1947, Л. Н. Чиликина). Это наиболее северная точка ареала. Вид впервые приводится для флоры России. Основной его ареал: Турция, Иран и республики Закавказья.

Carex limosa L., *C. paupercula* Michx. На территории Дагестана эти виды осок впервые собраны нами в 2004 г. во время экспедиции в Юго-Западный Дагестан: восточный макросклон Снегового хребта (Дагестан, Цумадинский р-н, окр. сел. Верхн. Гаквари, на болоте вокруг озера, вост. склон, 2600 м, 12 VIII 2004, Р. А. Муртазалиев). На Кавказе данные виды встречаются в среднем и верхнем горных поясах по Главному Кавказскому хребту (Егорова, 1999).

Gagea bohemica (Zauschn.) Schult. et Schult. fil. Впервые был собран в окр. г. Махачкалы, в зоне нижних предгорий (Дагестан, окр. г. Махачкалы, хр. Нарат-Тюбе, ущелье Маркова, 02 IV 2004, Р. А. Муртазалиев). Ранневесенний эфемероид, трудно отличимый от *G. anisanthos* C. Koch. После изучения вида на разных стадиях развития была установлена принадлежность собранных экземпляров к данному виду. Впоследствии было выявлено несколько местонахождений на Кавказе (Левичев, 2006). Является новым видом для флоры Кавказа и России. Основной ареал вида в Европе.

Также впервые для флоры Дагестана приводятся 2 вида *Gagea* — *G. luteoides* Stapf (Дербент) и *G. podolica* Schult. et Schult. fil. (Терско-Кумская низменность) (Левичев, 2006). *G. joannis* Grossh. является новым для флоры России, *G. podolica* Schult. et Schult. fil. — новым для флоры Кавказа. Первый в основном распространен в Южном и Юго-Западном Закавказье, а второй характерен для степных и лесостепных районов Восточной Европы.

Galanthus angustifolius G. Koss. Считался узколокальным эндемиком Центрального Предкавказья, известным из Кабардино-Балкарии (окр. г. Нальчика и пос. Карасу) и района Кавказских Минеральных Вод. В Дагестане вид был найден в зоне северных предгорий на границе с Чечней (Дагестан, Казбековский р-н, с. Гертма, 10 V 2003, Р. Муртазалиев) (Артюшенко, Мордак, 2006), где популяция была представлена несколькими экземплярами. В 2006 г. в окр. сел. Верхн. Казанище (Буйнакский р-н) было выявлено новое его местонахождение (Буйнакский р-н, В. Казанище, лагерь «Горная речка», грабово-буковый лес, сев.-вост. склон, 860 м, 25 IV 2006, Х. У. Алиев). Популяция представлена большим числом экземпляров и занимает площадь, равную 2.5—3 га. Годом позже нами были обнаружены еще несколько экземпляров этого вида в окр. сел. Алмак Казбековского р-на.

Iriodictyum reticulatum (Bieb.) Rodionenko. Данный вид для Дагестана указывали в окр. сел. Гильяр и Мугерган Магарамкентского р-на (Раджи, 1981), что подтверждено и нашими находками в этом же районе (сел. Магарамкент и Целягюн). Вид был обнаружен Э. Г. Ахмедовым в Юго-Западном Дагестане по р. Симбирисхеви (Цунтинский р-н) в зарослях кустарников на высоте 1650 м (Муртазалиев, 2000). Это самое северное местонахождение вида. Встречается в республиках Закавказья, Турции, Иране и Ираке.

Iris acutiloba C. A. Mey. Один из редчайших видов флоры Дагестана, который до недавнего времени был известен по единственной популяции на бархане Сарыкум. В последние годы численность его здесь возросла и составляла 1768 генеративных экземпляров (подсчеты проводили сотрудники ГорБС ДНЦ РАН — Р. А. Муртазалиев, М. А. Магомедов, А. М. Мусаев, А. М. Магомедов, 20 IV 2006).

Недавно была обнаружена новая популяция этого охраняемого вида в предгорьях Южного Дагестана (Дербентский р-н, по дороге в Сыртыч, на сухих глинистых склонах, 150 м, 18 IV 2007, Л. Ф. Мазанаева, Е. В. Ильина, А. Д. Аскендеров). Вполне возможно нахождение этого вида по сухим предгорьям между Дербентом и Махачкалой. Вне Дагестана *Iris acutiloba* C. A. Mey. произрастает в Азербайджане.

Nelumbo nucifera Gaertn. Впервые о произрастании лотоса в северной части Аграханского залива было устно сообщено нам М.-Р. Д. Магомедовым, что подтвердилось недавно сборами наших коллег (Кизлярский р-н, с. Новотеречное, в канале недалеко от моря, 24 VII 2007, А. М. Магомедов, М. А. Магомедов, А. Д. Хабибов). Также лотос отмечен и в водоемах в дельте р. Самур Магарамкентского р-на (устн. сообщ. Г. Джанмирзоева, 2007). Вероятно, дагестанские популяции этого вида недавнего происхождения и, скорее всего, исходным семенным материалом послужили коробочки, принесенные течением Каспия с дельты р. Волги, которые можно часто найти по берегу моря в северной части дагестанского побережья.

Paeonia mlokosewitschii Lomak. Вид выявлен в предгорном Дагестане в окр. сел. Мамааул Сергокалинского р-на. Ближайшее местонахождение — в Дагестане в Рутульском и Тляратинском районах (склоны Главного Кавказского хребта), что почти на 100 км отдалено от новой точки. За пределами Дагестана вид произрастает в Азербайджане и Грузии.

Thesium szowitsii A. DC. Новый для Дагестана и России вид, самая северная точка ареала. Произрастает на сухих каменистых склонах в среднем горном поясе Южного Дагестана (Ахтынский р-н, окр. сел. Мискинджа, на каменистых склонах, вост. склон, 950 м, 27 VI 2005, Р. А. Муртазалиев). Ближайшее местонахождение вида в Азербайджане (сухие предгорья в окр. Шемахи). За пределами Кавказа вид отмечен в Турции, Иране, Ираке.

Euphorbia nutans Lag. Гербарий этого заносного вида молочая был обнаружен среди необработанного полевого материала ГорБС, собранного во время комплексного исследования Ирганайской долины перед строительством ГЭС (Унцукульский р-н, у сел. Ирганай, пойма реки, 11 VI 1978, М. Д. Дибиров). Ближайшее местонахождение вида — в Центральном Предкавказье (Ставропольский край).

Verbascum orientale (L.) All. Новый для Дагестана вид. Произрастает на сухих склонах среди кустарников в центральных предгорьях Дагестана (Карабудахкентский р-н, окр. сел. Карабудахкент, в кустарниках у пещеры, вост. склон, 26 IV 2006, Р. А. Муртазалиев). Ареал вида на Кавказе проходит за Главным Кавказским хребтом. Вид приводится почти для всех районов Закавказья. Ближайшее местонахождение вида находится на северо-востоке Азербайджана (Кубинский р-н).

Pedicularis wilhelmsiana Fisch. ex Bieb. Вид, относящийся к кавказско-эвксинскому элементу, впервые выявлен нами на склонах горы Балакуры (Богосский хребет) в Цунтинском р-не (Муртазалиев, 1999). Позже был найден в окр. сел. Кособ Тляратинского р-на (12 VII 2001) и сел. Верхнее Гаквари Цумадинского р-на (08 VII 2007). Ближайшее местонахождение вида — в Тушетии (Грузия). В Дагестане проходит северо-восточная граница ареала.

Omphalodes rupestris Rupr. ex Boiss. Восточно-кавказский вид, впервые приводится для флоры Дагестана (Тляратинский р-н, окр. сел. Тлярата, на скалах в лесной зоне, сев.-вост. склон, 1600 м, 21 VI 2006, Р. А. Муртазалиев). За пределами Дагестана этот вид произрастает на южном макросклоне восточной части Главного Кавказского хребта и в Чечне.

Дублеты видов переданы в Гербарий БИН РАН, а также хранятся в гербариях Дагестанского государственного университета (LENUD) и Горного ботанического сада ДНЦ РАН.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность за определение и уточнение гербарных материалов Н. Н. Цвелёву, Т. В. Егоровой, И. Г. Левичеву, Е. В. Мордак, Д. В. Гельтману, Т. Н. Поповой.

Работа выполнена при поддержке Программы президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т., Мордак Е. В. Сем. *Amaryllidaceae* // Конспект флоры Кавказа. Т. 2. СПб., 2006. С. 160—165.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.; Сент-Луис, 1999. 772 с.

Левичев И. Г. Род *Gagea* Salisb. Конспект флоры Кавказа. Т. 2. СПб., 2006. С. 60—72.

Муртазалиев Р. А. Новые виды флоры Дагестана // Матер. Кавк. симп. «Горные растительные ресурсы...». Махачкала; Гуниб, 1999. С. 47—48.

Муртазалиев Р. А. О новых местонахождениях некоторых редких видов флоры Дагестана // Тр. Ин-та общей экологии. Вып. 1. Махачкала, 2000. С. 87—88.

Раджи А. Д. Дикорастущие виды флоры Дагестана, нуждающиеся в охране. Махачкала, 1981. 84 с.

SUMMARY

Data are presented on some species new to the Dagestan flora, both revealed in different Herbaria and resulted from field investigations. The most interesting records of some species rare to Dagestan are cited.

ИНФОРМАЦИЯ

УДК 581.9(470.3):091

© И. М. Калиниченко

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ФИЛИАЛ АРХИВА РАН КАК ИСТОЧНИК ИНФОРМАЦИИ В ИЗУЧЕНИИ ФЛОРЫ СРЕДНЕЙ РОССИИ

I. M. KALINICHENKO. THE ARCHIVE OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES, ST. PETERSBURG BRANCH AS A SOURCE OF INFORMATION FOR MIDDLE RUSSIAN FLORA STUDIES

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119991 Москва, Воробьевы горы,
биологический факультет, кафедра высших растений
Факс (495) 939-18-27
E-mail: kaliniche@mail.ru
Поступила 18.02.2008

Приведены и кратко прокомментированы некоторые архивные документы по флоре Средней России из фондов Санкт-Петербургского филиала Архива РАН.

Ключевые слова: флора, Средняя Россия, архив, фонд, архивный документ, рукопись.

Санкт-Петербургский филиал Архива РАН (сокр. ПФА РАН) — первый научный архив России и крупнейший центр документации Императорской — Всесоюзной — Российской академии наук на протяжении почти трех веков ее истории. Подробная информация содержится в справочном издании этого архива (Фонды.., 2004).

В фондах и коллекциях ПФА РАН отложились материалы многих известных ботаников, в том числе занимавшихся изучением среднерусской флоры. Это неопубликованные рукописи и наброски рукописей, нередко с важными комментариями, полевые дневники, рабочие тетради, карты и т.п. Причем не только самих исследователей и их корреспондентов, но и других лиц, сопричастных фондообразователям или регионам. Архивные материалы, интересные сами по себе, при сопоставлении с современными сведениями могут оказаться весьма ценными при составлении обобщающих флористических сводок регионов. Приводимые рукописные авторские списки таксонов и сборы коллекторов по конкретным территориям могут пролить свет в спорных вопросах при описании редких, охраняемых, исчезающих или уже исчезнувших видов. Кроме того, они могут подтвердить или, наоборот, опровергнуть имеющиеся данные по адвентивным и синантропным растениям.

Во «Второе дополнение» (Флора Средней России.., 2006) к основной библиографической сводке по флоре Средней России (Флора Средней России.., 1998) впервые включено со своей литерной нумерацией 29 архивных материалов (46 документов), которые мной были найдены в ПФА РАН и проанализированы.

В 2007 г. проработаны документы по среднерусской флоре из фондов Д. И. Литвинова, П. Н. Крылова, Н. А. Буша, А. П. Шенникова. Привожу некоторые наиболее интересные для флористов материалы.

Фонд Д. И. Литвинова

[Литвинов Д. И.]. Систематический каталог гербария Русской флоры, составленного Д. Литвиновым: [Рукопись]. — 1895. — 6 л. (об.) // ПФА РАН. — Ф. 70. Оп. 1. № 1.

Неаннотированный список полных латинских названий более 1800 видов (подсчеты мои) из 116 семейств (указано автором). «Номера поставлены при растениях, положенных в Гербарий». Написано тушью, четким, убористым почерком автора, в три колонки на листах большого формата.

Литвинов Д. И. Заметки о некоторых растениях среднерусской флоры и списки растений, собранных в Курской, Новгородской, Рязанской, Тамбовской губерниях с 1879 по 1886 г.: [Рукопись]. — 1879—1886. — 32 л. (часть — с об.) // ПФА РАН. — Ф. 70. Оп. 1. № 5.

Приведены дополнения к «сборнику сведений о флоре Средней России» [Цингера?, 1885], новые местонахождения более редких видов; указаны растения, новые для всей области, губернии, уездов. Интерес представляют списки видов, собранных разными коллекторами в конкретных районах.

Литвинов Д. И. Флора Средней России. Наброски разных вариантов рукописи, фрагменты, заметки. — Б. г. — 48 л. // ПФА РАН. — Ф. 70. Оп. 1. № 6.

Исторический аспект изучения флоры Средней России; этапы и флористические исследования в целом, степень изученности флоры, ее богатство; литература.

Фонд П. Н. Крылова

Крылов П. Н., [Останков]. Описание растений Казанской губ.: [Рукопись]. — 1876. — 20 л. // ПФА РАН. — Ф. 1075. Оп. 1. № 107.

Даны подробные морфологические описания около 200 таксонов в ранге семейства, рода, вида, разновидности; список не нумерован. На странице 1ª написано: «Описание растений Казанской губ., составл. Крыловым ~ Останковым» (последний — дописан без даты почерком, схожим с основной рукописью). Эта работа где-то упоминалась в литературе, и мы с В. Н. Тихомировым, занимаясь библиографией флоры Средней России, пытались ее найти, но безуспешно. По всей вероятности, она существует только в рукописном варианте.

Фонд Н. А. Буша

Буш Н. А. Список растений, собранных летом 1897 г. в луговой части Козмодемьянского уезда Казанской губернии: [Рукопись]. — 1897. — Л. 36—38 (об.), 39—41 (об.) // ПФА РАН. — Ф. 897. Оп. 1. № 52.

Два идентичных экземпляра неаннотированного списка 172 видов сосудистых растений (нумерация автора). В основной библиографической сводке (Флора Средней России.., 1998) под № 434 включены опубликованные сведения по нагорной части указанного уезда.

Фонд А. П. Шенникова

Шенников А. П. Флора Симбирской губернии: [Рукопись]. — [1916]. — Л. 24—86 // ПФА РАН. — Ф. 948. Оп. 1. № 234.

Нумерованный автором список 908 видов. Для каждого вида указаны уезды и конкретные местонахождения или местообитания, учтены разновидности, но в нумерацию не включены. Для первых, приблизительно 100 видов, приведены даты сбора, состояние растений, морфологические описания и др. При некоторых видах имеются обширные комментарии. Дата рукописи (1916 г.), проставленная архивом, — весьма условна, так как есть сборы 1917—1919 гг. В биографо-библиографических изданиях, посвященных А. П. Шенникову, нет сведений о его работе над флорой губернии в целом (см.: Лавренко, Работнов, 1949; Блюменталь, 1960; Шенникова, Бобровский, 1964; А. П. Шенников, 1966; Василевич, Юрковская, 2007).

В заключение следует подчеркнуть, что архивные документы — это относительно новый вид информации в естественнонаучной литературе. Необходимо их шире использовать в современных ботанических исследованиях, и в частности в изучении флоры и растительности России.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49107).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александр Петрович Шенников / Вступ. ст. Т. А. Работнова и Н. В. Дылиса; Библиогр. составлена М. М. Шенниковой и Г. Н. Финашиной. М., 1966. 66 с. (Материалы к библиогр. ученых СССР. Серия биол. наук. Ботаника; Вып. 8).

Блюменталь И. X. Александр Петрович Шенников (к 70-летию со дня рождения) // Учен. зап. Ленингр. ун-та. Сер. биол. наук. 1960. Вып. 48. С. 3—12.

Василевич В. И., Юрковская Т. К. Александр Петрович Шенников. 1888—1962 / Отв. ред. В. С. Ипатов. М., 2007. 113 с. (Сер. «Науч.-биогр. лит.» РАН).

Лавренко Е. М., Работнов Т. А. К 60-летию со дня рождения А. П. Шенникова // Бот. журн. 1949. Т. 34. № 2. С. 216—224.

Флора Средней России: Аннот. библиография / В. Н. Тихомиров, И. А. Губанов, И. М. Калиниченко, Р. А. Лозарь / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1998. 199 с.

Флора Средней России: Аннот. библиография. Второе дополнение / И. М. Калиниченко, В. С. Новиков, А. В. Щербаков. М., 2006. 60 с.

Фонды и коллекции Санкт-Петербургского филиала Архива Российской академии наук: Крат. справ. / РАН. СПб. науч. центр СПб. фил. Архива РАН; Отв. ред. И. В. Тункина. СПб., 2004. 375 с.

Цингер Н. В. Сборник сведений о флоре Средней России. М., 1995. 520 с.

Шенникова М. М., Бобровский Р. В. Жизнь для науки. Очерк о жизни и деятельности Александра Петровича Шенникова. 1888—1962. [Вологда], 1964. 80 с. (Время, люди, события).

SUMMARY

Six archival documents on the flora of Middle Russia form funds of D. I. Litvinov, P. N. Krylov, N. A. Bush and A. P. Shennikov are described. All the manuscripts are kept in the Archive of the Russia Academy of Sciences, St. Petersburg Branch (PFA RAN).

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.315 : 006.3(571.6)

© **Ю. И. Манько, В. П. Верхолат**

ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 2007 ГОДУ

Yu. I. MAN'KO, V. P. VERKHOLAT. THE PRIMORIE BRANCH OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY IN 2007

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, проспект 100-летия Владивостока, 159
Факс: (4232) 310-193
E-mail: Verkholat@ibss.dvo.ru
Поступила 07.02.2008

На конец декабря 2007 г. в Приморском отделении РБО состоят на учете 138 человек, в течение года вновь приняты в ряды РБО 8 молодых научных сотрудников Дальневосточного отделения РАН. Проведено 5 заседаний, на которых заслушано 9 докладов.

Ключевые слова: Русское ботаническое общество, Приморское отделение.

На конец декабря 2007 г. в Приморском отделении РБО состоят на учете 138 человек. За отчетный год вновь приняты в ряды Русского ботанического общества (РБО) 8 научных сотрудников Дальневосточного отделения (ДВО) РАН. Это **Бурковская** Елена Викторовна (Лаборатория биотехнологии Биолого-почвенного института ДВО РАН — БПИ, Владивосток), **Ван** Григорий Владимирович, **Кокшеева** Инна Михайловна, **Тонкова** Надежда Александровна, **Нестеренко** Мария Алексеевна, **Роенко** Екатерина Николаевна (Ботанический сад-институт — БСИ ДВО РАН, Владивосток), **Копанина** Анна Владимировна (Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН, Южно-Сахалинск) и **Шибнева** Светлана Юрьевна (заповедник «Кедровая падь» Приморского края). Из состава Приморского отделения вышли 13 сотрудников Амурского филиала БСИ ДВО РАН, сформировавших собственную ячейку РБО в г. Благовещенске.

В течение года проведено 5 заседаний, на которых решались организационные вопросы (прием в члены общества, вручение членских билетов, обсуждалась информация о предстоящем XII Ботаническом съезде РБО), заслушано 6 научных и 1 информационный доклад. Проведено 2 юбилейных заседания.

Научные доклады

А. В. Галанин (директор БСИ ДВО РАН) с соавторами (А. В. Беликович, И. А. Галанина, Л. С. Яковченко, Л. М. Долгалева) сделал два доклада — «Даурия — ботанико-географический феномен на стыке Маньчжурии и гор Южной Сибири» и «Пустыня Гоби глазами ботаников». В июне—июле 2007 г. авторы сообщений были участниками экспедиции в пустыню Гоби, организованной с целью изучения флоры и растительности монгольской и российской части Даурии. Полученные полевые материалы исследований позволили им сделать заключение, что южная граница Даурии проходит в 200—250 км южнее г. Улан-Батор, а юго-западная — в предгорьях Хингана. Ими отмечен также интенсивный процесс опустынивания в Даурии, в результате чего вдоль ее южной границы формируется широкая полоса сообществ с караганой мелколистной и редко — куртинной травянистой растительностью (по характеру растительности — полупустыня). Каменистая пустыня Гоби в горах и предгорьях Гобийского Алтая сменяется своеобразными степями, которые от даурских степей-прерий отличаются тем, что в них растут перистые ковыли (*Stipa klementzii* и др.). Авторы считают, что эндемизм флоры Центральной Азии занижен, новые для науки виды здесь еще ждут своих авторов. Были продемонстрированы фотоснимки, на которых запечатлены ландшафты Гоби, наиболее характерные растительные сообщества, памятники истории Монголии, развалины древних буддийских монастырей, оригинальные остепненные еловые леса из *Picea obovata* на самом юге Хэнтейского нагорья в самом древнем заповеднике Богдо-хан, который был создан еще в середине XVII столетия и с тех пор ни разу не закрывался.

С большим интересом был прослушан доклад **П. В. Крестова** (Лаборатория геоботаники БПИ, Владивосток) «Растительный покров Японского архипелага: знакомые растения в незнакомых условиях». В докладе охарактеризовано распределение растительного покрова на Японском архипелаге, представлены основные поясно-зональные комплексы в пределах бореальной умеренной и субтропической зон, от самого северного о-ва Хоккайдо до самого южного — Ириомоте. Особое внимание уделено разнообразию биоклиматов Японского архипелага. Доклад сопровождался показом большого количества фотоснимков, сделанных во время научных поездок по островам Японии в период с 2000 по 2007 г.

О. С. Вологдина (БСИ, Владивосток) в докладе «*Rhododendron mucronulatum* Turcz., *R. sichotense* Pojark.: формовое разнообразие, онтогенез, культура» доложила основные результаты исследований, которые проводились с целью решения спорных вопросов систематики этих двух видов. Автор всесторонне изучила биологические особенности, формовое разнообразие, особенности анатомического строения, индивидуальное развитие этих двух видов в культуре, уточнила места их естественного обитания. На основе этого она сделала вывод, что *R. mucronulatum, R. sichotense,* а также *R. dauricum* являются самостоятельными видами. Ни один из изученных морфометрических признаков вегетативных органов, по ее мнению, не может служить признаком-маркером при диагностике этих видов. Наиболее устойчивыми, а следовательно, и более значимыми при их диагностике, являются морфологические признаки генеративных органов. Результаты выполненных исследований положены в основу диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук.

На декабрьском заседании заслушано 2 доклада сотрудников Амурского филиала БСИ ДВО РАН (Благовещенск), посвященных результатам полевых исследований редких видов Амурской области. **Я. В. Болотова** в докладе «Водные растения Норского государственного заповедника (Амурская область)» рассказала о результатах экспедиции 2006 г. с целью изучения флоры водоемов. Норский заповедник создан в 1998 г., он расположен в северо-восточной части Амурской обл., в междуречье рек Нора и Селемджа. Его площадь составляет более 211 тыс. га, рельеф равнинный, с наличием многочисленных озер старичного происхождения. На основании полевых исследований и анализа гербарного материала, хранящегося в БПИ ДВО РАН (VLA), автор привела для заповедника 12 видов-гигрофитов, из которых 3 являются редкими для флоры Амурской обл., а один из них (водяной орех плавающий) занесен в Красную книгу РСФСР. Впервые для Амурской обл. приведен редчайший вид — *Caulinia tenuissima*. Ближайшее местонахождение этого вида было известно только на юге Приморского края (северное побережье Посьетского залива). Автор выразила уверенность, что дальнейшее детальное изучение флоры водоемов Норского заповедника принесет новые интересные флористические находки.

Г. Ф. Дарман в докладе «Флористические находки в Амурской области» привела сведения о находках многих растений на территории Амурской обл. Они сделаны сотрудниками Амурского филиала БСИ в процессе проведения полевых работ в рамках программы «Комплексные экспедиционные исследования природной среды бассейна р. Амур», а также работ по договору «Научный социально-экологический мониторинг зоны влияния Бурейского гидроузла». Автор охарактеризовала 3 вида (из них 2 адвентивных), новых для флоры российского Дальнего Востока, 27 (из них 8 адвентивных) видов, новых для флоры Амурской обл., 41 вид — для Нижне-Зейского р-на, 8 — для Верхне-Зейского р-на, 21 — для Даурского, 2 — для Нюкжинского и 1 — для Амгуньского районов. Галина Федоровна подчеркнула необходимость дальнейшей инвентаризации флоры Амурской области в целом и отдельных ее флористических районов в частности.

Юбилейные доклады

На мартовском заседании было заслушано сообщение **Б. С. Петропавловского** (БСИ ДВО РАН, Владивосток) о жизненном пути и научной деятельности дальневосточного ботаника Андрея Петровича Нечаева в связи со 100-летием со дня его рождения. В докладе была подчеркнута выдающаяся роль А. П. Нечаева в подготовке ботанических кадров на Дальнем Востоке. Среди них — известные ботаники, доктора наук С. Д. Шлотгауэр и Т. А. Комарова. Огромное внимание А. П. Нечаев уделял популяризации ботанических знаний. Им опубликованы сотни научно-популярных статей, книг, очерков. Велика заслуга А. П. Нечаева и в деле охраны растительности Дальнего Востока. Он активно выступал в защиту уникальных кедровых и кедрово-широколиственных лесов.

Июньское заседание было посвящено памяти выдающегося дальневосточного лесоведа В. А. Розенберга в связи с 90-летием со дня его рождения. Основной обзор этапов жизненного пути и научной деятельности В. А. сделала **Л. А. Сибирина** (Отдел леса БПИ ДВО РАН, Владивосток). В. А. Розенберг — старейший представитель лесной науки, родился 14 июня 1917 г. Его отец, Александр Львович, был землеустроителем, а мать, Ольга Николаевна — учительницей. Всеволод Александрович окончил Ленинградскую лесотехническую академию. В годы войны находился в действующей армии, а День Победы встретил в воинском эшелоне на пути на Дальний Восток. После демобилизации в июне 1946 г. он поступил на работу в группу леса почвенно-ботанического отдела Дальневосточной базы АН СССР в качестве младшего научного сотрудника и с тех пор не расставался с Дальним Востоком. В. А. успешно защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук на тему «Пихтово-еловые леса Южного Сихотэ-Алиня». В. А. Розенберг был организатором многих экспедиций по Сихотэ-Алиню, левобережному Приамурью и Приохотью. За более чем пятидесятилетнюю научную деятельность В. А. Розенберг опубликовал свыше 180 научных работ по различным вопросам лесоведения и лесоводства. Он был автором карты растительности обширного Охотского р-на Хабаровского края, сравнимого по площади с Приморским краем, соавтором геоботанической карты Приморского края, участвовал в составлении карты бассейна р. Амур. В 1968 г. ему было присвоено почетное звание «Заслуженный лесовод Российской Федерации», имел различные правительственные награды, полученные им в годы войны и в мирное время. Всеволод Александрович Розенберг ушел из жизни 9 марта 2001 г., после непродолжительной болезни. В. А. был одним из организаторов комплексного стационарного изучения лесов Дальнего Востока. Под его руководством были организованы и функционировали временные стационары в Южном и Среднем Сихотэ-Алине, а затем был создан Верхнеуссурийский биогеоценологический стационар, на котором развернулись комплексные межстационарные исследования. По степени изученности лесных биогеоценозов Верхнеуссурийский стационар не имеет себе равных в Дальневосточном регионе. Учитывая заслуги В. А. Розенберга в организации стационарного изучения лесов, заседание Приморского отделения РБО единогласно решило просить Ученый совет БПИ ДВО РАН присвоить Верхнеуссурийскому стационару имя В. А. Розенберга.

Информационный доклад Т. П. Ореховой (БПИ ДВО РАН, Владивосток). Она сделала обзор докладов, прочитанных на 1-м Международном совещании по сохранению лесных генетических ресурсов Сибири, которое проходило с 30 июля по 4 августа 2007 г. в г. Барнауле. В совещании приняли участие 87 ученых России, Болгарии, США, Италии, Словении и Белоруссии. Был заслушан 71 доклад. В условиях реорганизации лесного комплекса России ученые обсуждали вопрос о роли объектов Единого Генетико-селекционного комплекса в сохранении и изучении генетического потенциала популяций хвойных пород, а также было высказано мнение о необходимости синтеза традиционных и новейших молекулярно-генетических подходов для интенсификации процесса генетико-селекционного улучшения лесов. О положении лесной генетики на российском Дальнем Востоке на совещании рассказали **Ю. И. Манько** и **Т. П. Орехова** в докладе «Семеноведение, лесная генетика и селекция лесообразующих хвойных пород Приморского края: достижения и перспективы».

Уже по сложившейся давней традиции, в конце года (20 декабря) были проведены очередные **61-е Комаровские чтения**, которые состоялись в конференц-зале Биолого-почвенного института ДВО РАН. Было зачитано 5 докладов: «Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов северо-восточной Азии» (П. В. Крестов, В. Ю. Баркалов, А. М. Омелько, В. В. Якубов, Ю. Накамура, К. Сато); «Растительность, флора и почвы вулканического острова Атласова (Курильские острова)» (С. Ю. Гришин, В. Ю. Баркалов, В. П. Верхолат, В. А. Рашидов, С. А. Шляхов, А. Н. Яковлева); «Таксономический анализ флоры Амурской области» (В. М. Старченко); «Лишайники Сохондинского биосферного заповедника (южное Забайкалье)» (Л. С. Яковченко); «К методике анализа неравновесных множеств в сравнительной флористике» (Б. И. Семкин).

Опубликован 54-й выпуск Комаровских чтений (Комаровские чтения. Вып. 54. Владивосток: Дальнаука, 2007. 319 с.), в который включены доклады, прочитанные на 59-х чтениях, посвященных памяти академика В. Л. Комарова, состоявшихся во Владивостоке 20 декабря 2005 г.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 11)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

Puccinellia Parl. **sect. Vitalia** Yu. Alexeev, Laktionov et Tzvel. **sect. nov.** . . . 1792
Puccinellia vitalii Yu. Alexeev, Laktionov et Tzvel. **sp. nov.** 1792

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2008. VOL. 93. N 11)

Page

COMMUNICATIONS

Korneva L. G. Planktonic flora of the Volga River basin reservoirs 1673
Schanzer I. A., Voilokova V. N. How many species related to *Rosa majalis* grow in the European part of Russia? 1690
Pospelova E. B., Pankevicz S. E., Pospelov I. N. On the distribution of *Picea obovata* (*Pinaceae*) in the Kotuy River basin (north-eastern Central Siberian Plateau) 1704
Averyanova A. L. On the first finding of *Zelkova takahashii* (*Ulmaceae*) in the Eocene of Central Asia 1709
Balandin S. V., Ladygin I. V. Condition of population of *Astragalus kungurensis* (*Fabaceae*), a restricted endemic of Urals 1715
Vassilyev A. E. Cell component dynamics in the leaf tissues of *Populus deltoides* (*Salicaceae*) during life cycle. 4. Ground epidermal cells 1724
Kravtsova T. I., Zhinkina N. A. Seed coat structure in representatives of the genus *Iris* (*Iridaceae*) 1737
Nikiforova O. D. Morphology and structure of erem surface of the genus *Mertensia* species (*Boraginaceae*) 1749
Svetlova A. A. Ultrasculpture of seeds and anatomical structure of seed coat in species of different sections of the genus *Linum* (*Linaceae*) 1760
Khodorova N. V., Miroslavov E. A. Post-meiotic anther development of *Corydalis bracteata* (*Fumariaceae*) growing outdoors and indoors 1771
Ivanova A. N., Muravnik L. E. The ultrastructural basis of functioning of *Dionaea muscipula* (*Droseraceae*) mechanoreceptors 1777

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Alexeev Yu. E., Laktionov A. P., Tzvelev N. N. A new species of *Puccinellia* (*Poaceae*) from the North coast of the Caspian Sea 1791

FLORISTIC RECORDS

Bakalin V. A. The species of *Nardia* sect. *Subclavatae* (*Jungermanniaceae*, *Hepaticeae*) in Russia 1794
Murtazaliev R. A., Aliev H. U. On some species new and rare to the flora of Dagestan 1801

INFORMATION

Kalinichenko I. M. The Archive of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg Branch as a source of information for Middle Russian flora studies 1805

IN THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

Man'ko Yu. I., Verkholat V. P. The Primorie Branch of the Russian Botanical Society in 2007 1808
Index of new plant names 1812

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2008. Т. 93. 11)

Стр.

СООБЩЕНИЯ

Корнева Л. Г. Альгофлора планктона водохранилищ волжского бассейна 1673
Шанцер И. А., Войлокова В. Н. Сколько видов, родственных *Rosa majalis*, растет в европейской части России? 1690
Поспелова Е. Б., Панкевич С. Э., Поспелов И. Н. О произрастании *Picea obovata* (*Pinaceae*) в бассейне реки Котуй (северо-восток Среднесибирского плоскогорья) 1704
Аверьянова А. Л. О первой находке *Zelkova takahashii* (*Ulmaceae*) в эоцене в Центральной Азии 1709
Баландин С. В., Ладыгин И. В. Состояние популяции узколокального уральского эндемика *Astragalus kungurensis* (*Fabaceae*) 1715
Васильев А. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*) в ходе жизненного цикла. 4. Основные клетки эпидермиса 1724
Кравцова Т. И., Жинкина Н. А. Строение семенной кожуры у представителей рода *Iris* (*Iridaceae*) 1737
Никифорова О. Д. Морфология и структура поверхности эремов видов рода *Mertensia* (*Boraginaceae*) 1749
Светлова А. А. Ультраскульптура семян и анатомическое строение семенной кожуры видов разных секций рода *Linum* (*Linaceae*) 1760
Ходорова Н. В., Мирославов Е. А. Постмейотическое развитие пыльника *Corydalis bracteata* (*Fumariaceae*) в открытом и закрытом грунте 1771
Иванова А. Н., Муравник Л. Е. Ультраструктурные основы функционирования механорецепторов *Dionaea muscipula* (*Droseraceae*) 1777

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Алексеев Ю. Е., Лактионов А. П., Цвелёв Н. Н. Новый вид рода *Puccinellia* (*Poaceae*) из Северного Прикаспия 1791

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Бакалин В. А. Виды рода *Nardia* sect. *Subclavatae* (*Jungermanniaceae*, *Hepaticae*) в России 1794
Муртазалиев Р. А., Алиев Х. У. О некоторых новых и редких видах флоры Дагестана 1801

ИНФОРМАЦИЯ

Калиниченко И. М. Санкт-Петербургский филиал архива РАН как источник информации в изучении флоры Средней России 1805

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

Манько Ю. И., Верхолат В. П. Приморское отделение Русского ботанического общества в 2007 году 1808
Указатель новых названий растений 1812

Опечатки и справления
в Ботаническом журнале за 2008 г.

Том	№	Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
93	2	Содержание	18-я сверху	Кудряшова Г. Л. Морфоло-биологические особенности...	Кудряшова Г. Л. Морфолого-биологические особенности...
93	4	Содержание	13-я сверху	Кучеров И. Б. и др. Заболоченные сосновые леса... 562	Кучеров И. Б. и др. Заболоченные сосновые леса... 561
93	4	Содержание	15-я сверху	Шушпанникова Г. С. и др. Осоковые луга в пойме реки Вычегда	Шушпанникова Г. С. и др. Осоковые сообщества в пойме реки Вычегда
93	4	Содержание	19-я сверху	Казанцева Т. И. и др. Динамика растительности 100-летней давности залежи...	Казанцева Т. И. и др. Динамика растительности 100-летней степной залежи...
93	9	Содержание	3-я снизу	Хурсевич Г. К. и др. Юбилейная X Международная научная конференция диатомологов стран СНГ	Хурсевич Г. К. и др. Юбилейная X Международная научная конференция диатомологов стран СНГ (9—14 сентября 2007 г., Минск)

Для заметок

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 11. 1673—1816.